АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

3

МАРТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 62 (1977) № 3

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим* и *Э. В. Коваленко*

Сдано в набор 3/XII 1976 г. Подписано к печати 22/II 1977 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$
Печ. л. 9$^1/_2$ + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.01. Тип. зак. 1751.
М-25817. Тираж 2748.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ТОМ 62 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1977, № 3

УДК 537.533.35 : 577.73 : 577.95 : 581.162.1 : 581.45

Ю. В. Гамалей

ВОЗРАСТНАЯ КИНЕТИКА КЛЕТОЧНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛИСТА

YU. V. GAMALEY. THE AGE KINETICS OF THE LEAF CELL POPULATION

Исследована возрастная кинетика популяции клеток листа *Fraxinus ornus* L. Сопоставлены возрастные изменения концентрации цитоплазматических рибосом в клетках мезофилла, основных эпидермальных клетках, ситовидных элементах и клетках-спутницах флоэмы, трахеальных элементах ксилемы, волокнах склеренхимы. Показано, что скорость старения специализированных клеток всех перечисленных типов различна. Предполагается, что в основе механизма дифференциации клеток по скорости старения лежат клеточные взаимоотношения, построенные на принципе отрицательной обратной связи.

Процесс дифференциации клеток многоклеточного организма является основным средством морфогенеза. Этот процесс заключается в приобретении клетками различий, в расхождении их по множеству признаков. Одним из таких признаков является скорость старения. Разная скорость старения специализированных клеток многоклеточного организма — очевидный факт; тем не менее анализ процесса дифференциации клеток даже по одному этому признаку затруднен из-за отсутствия достаточно хороших критериев для оценки и сопоставления возрастных изменений клеток разных типов. Основным показателем собственного возраста клетки должен быть признан темп оборота конституционных веществ в ней, в частности темп оборота структурных белков. В специализированных (неделящихся) клетках этот показатель, как правило, непрерывно снижается, начиная с момента их образования (Matile, 1975). Если бы имелась возможность измерить скорость его снижения для отдельных типов специализированных клеток, мы могли бы таким образом судить о различиях скорости их старения. Однако определение этого показателя для клеток, входящих в состав достаточно гетерогенных популяций, пока представляет целый ряд методических трудностей. Более рациональный подход — поиски показателей, коррелирующих с темпом оборота белков и тем самым косвенно свидетельствующих о его изменениях.

Пока наиболее достоверными показателями фазы развития клетки считаются более простые с точки зрения биохимических методик данные о содержании в ней нуклеиновых кислот, белков и ряда других конституционных веществ. В частности, для клеток мезофилла листа в литературе имеются данные о возрастных изменениях содержания ДНК, РНК, общего белка, пигментов, липидов. С точки зрения вышеупомянутой задачи все эти показатели непригодны, поскольку они тоже не могут быть определены отдельно для конкретных типов клеток. Пока такие биохимические данные могут быть получены только для целого листа и отнесены с некоторой погрешностью к клеткам мезофилла, которые составляют 80—90% ткани листа.

В данной работе сделана попытка сопоставить возрастные изменения основных типов специализированных клеток листа, используя данные

© Издательство «Наука», Ботанический журнал, 1977 г.

цитоморфометрии. Цитоморфометрические показатели сравнительно редко используются для оценки возрастных изменений клеток, хотя основания для этого несомненно есть. В результате исследований развития клеток мезофилла параллельно методами электронной микроскопии и биохимии установлено, что по насыщению цитоплазмы клетки рибосомами можно судить о фазе ее развития с неменьшей степенью надежности, чем по биохимическим данным о содержании в ней общего белка или РНК (Butler, 1967; Eilam et al., 1971; Гамалей, Куликов, 1977). Показатель концентрации цитоплазматических рибосом (число рибосом в единице объема цитоплазмы) связан непосредственно с интенсивностью синтеза белков; снижение его свидетельствует об уменьшении интенсивности синтеза белков и падении скорости их оборота в клетке. Как и темп оборота белка, максимальная концентрация рибосом свойственна цитоплазме меристематических клеток, в специализированных клетках она с возрастом падает.[1] Таким образом, скорость снижения концентрации цитоплазматических рибосом вполне может быть использована как показатель скорости старения специализированной клетки. Методическая ценность этого показателя состоит в том, что его возрастные изменения сравнительно легко могут быть измерены для клеток любого типа.

Материал и методика

В качестве объекта для исследования был взят лист *Fraxinus ornus* L. Ультраструктурные наблюдения велись начиная с периода, непосредственно предшествующего развертыванию листьев из почки, и кончая моментом опадения листа с интервалом в 20—25 дней. Фиксация тканей листа для электронной микроскопии проводилась по стандартной методике глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия с последующей заливкой в эпон. Контрастирование осуществлялось в процессе фиксации уранилацетатом и на срезах цитратом свинца. Съемка велась на электронном микроскопе JEM-7A.

Измерения концентрации рибосом в цитоплазме производились у шести типов специализированных клеток листа: клеток мезофилла, основных эпидермальных клеток, ситовидных элементов и клеток-спутниц флоэмы, трахеальных элементов ксилемы и волокон склеренхимы. На электронно-микроскопических снимках перечисленных типов клеток подсчитывалось число рибосом на 1 мкм^2 среза. Измерения имели не менее чем 30-кратную повторность для каждого срока наблюдений. Доверительные интервалы измерений вычислялись как двойная среднеквадратическая ошибка.

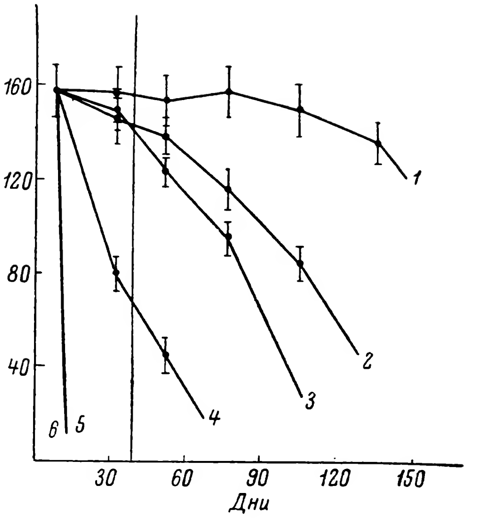
Результаты наблюдений

Результаты измерения концентрации цитоплазматических рибосом в специализированных клетках листа показаны на графике (см. рисунок). По оси абсцисс на нем отложен календарный возраст листа (возраст клеточной популяции), по оси ординат — концентрация цитоплазматических рибосом (показатель собственного возраста клеток, слагающих популяцию). Данный график со всей очевидностью показывает, что скорость старения клеток всех перечисленных типов действительно разная, причем различия весьма существенны. Наиболее высокий темп старения свойствен трахеальным и ситовидным элементам проводящих пучков листа (см. рисунок, кривые *6* и *5*), наиболее низкий — клеткам-спутницам ситовидных элементов (кривая *1*). Клетки мезофилла, эпидермы, склеренхимы занимают в этом отношении промежуточное положение (кривые *2*—*4*).

Поскольку данный график построен на основании средних показателей для каждого типа клеток, он в определенной мере упрощает истинное распределение клеток листа по скорости старения. Для каждого

---

[1] В данной статье не обсуждается явление дедифференциации клеток.



Возрастные изменения концентрации цитоплазматических рибосом в клетках листа *Fraxinus ornus* L.

1 — клетки-спутницы флоэмы, *2* — клетки мезофилла, *3* — основные эпидермальные клетки, *4* — волокна склеренхимы, *5* — ситовидные элементы флоэмы, *6* — трахеальные элементы ксилемы.

По оси абсцисс — возраст листа в днях, *по оси ординат* — число рибосом на 1 мкм^2 среза; *вертикальной линией* отмечен момент завершения роста листа.

из типов специализированных клеток на графике приведено по одной возрастной кривой. Между тем известно, что в разных участках пластинки листа формирование тканей происходит не совсем синхронно. Это наиболее выражено в формировании проводящих тканей жилок разных порядков ветвления. Очевидно, чтò для трахеальных и ситовидных элементов на данном графике можно было бы построить серию параллельных возрастных кривых. Окончание последней из них должно было бы совпасть с моментом завершения роста листа, так как к этому моменту полностью заканчивается формирование его проводящей системы. Но это значительно усложнило бы график, не внеся в него ничего принципиально нового. Поэтому мы решили ограничиться одной кривой для каждого из типов проводящих элементов. Для всех остальных типов специализированных клеток тоже определялись только средние показатели, тем не менее эти кривые более конкретны, так как развитие других типов клеток протекает более синхронно в целом листе.

Второе упрощение, которое было допущено умышленно, состояло в следующем. Имея в виду индивидуальное развитие специализированных клеток внутри популяции, измерения для каждого из их типов вероятно следовало бы начать с момента завершения делений в соответствующих слоях пластинчатой меристемы и в прокамбиальных тяжах. Теоретически начальная точка возрастных кривых для всех типов клеток в этом случае должна быть разной. Но, во-первых, такие точные измерения в методическом отношении затруднительны. Во-вторых, в данном масштабе эти различия несущественны. И наконец, самое важное — процесс дифференциации тканей листа начинается тогда, когда клеточные деления в отдельных инициальных зонах еще не закончены. С этой точки зрения интересно начать измерения как можно раньше. Поэтому мы условно приняли за исходный пункт развития всех специализированных клеток один общий срок — момент, непосредственно предшествующий развертыванию листьев из почки. Измерения концентрации цитоплазматических рибосом в этот срок для всех слоев клеток пластинчатой меристемы и для прокамбиальных клеток дали более или менее одинаковый результат, который и показан на графике в виде исходной точки для всех возрастных кривых. Строго говоря, эта точка характеризует концентрацию цитоплазматических рибосом не в специализированных клетках, а в тех меристематических клетках, из которых они развиваются. Последующие измерения проводились после завершения клеточных делений и относились непосредственно к жизненному циклу специализированных клеток.

Возрастные кривые для трахеальных и ситовидных элементов проведены на графике по одной начальной точке (см. рисунок, кривые *6* и *5*). Это не означает, что показатель концентрации цитоплазматических рибосом для них в дальнейшем не замерялся. Показывать большее число точек для этих типов клеток на данном графике нет смысла, поскольку весь отрезок времени, соответствующий продолжительности жизненного цикла этих клеток, в данном масштабе сводится практически к точке. О продолжительности жизненного цикла трахеальных и ситовидных элементов мы судили по собственным наблюдениям за развитием этих клеток в первичных тканях и по литературным данным. Цифры, приводимые отдельными авторами, распределяются в интервале от нескольких часов до нескольких суток. В том масштабе времени, который был принят для оси абсцисс, такие вариации не влияют сколько-нибудь существенно на форму возрастных кривых данных типов клеток.

Обсуждение

Механизм дифференциации клеток листа по скорости старения пока не очень ясен. Ясно лишь, что наблюдаемые вариации скорости старения отдельных клеток определяются индивидуальными особенностями реализации общей для всех клеток генетической программы развития. Наиболее существенное влияние на характер этих особенностей у отдельных типов специализированных клеток имеет система клеточных взаимоотношений. Можно полагать, что в основе клеточных взаимоотношений лежит принцип отрицательной обратной связи метаболических изменений, обеспечивающий равновесие реакций синтеза и гидролиза РНК и белка в пределах клеточной популяции. По-видимому, каждая клетка в ходе своего развития вырабатывает вещества, которые являются стимуляторами или репрессорами старения для окружающих клеток (условно совокупность этих веществ можно обозначить как гормональную систему). В соответствии с принципом отрицательной обратной связи анаболизм должен быть источником биологически активных веществ, ускоряющих старение соседних (или достаточно удаленных) клеток, катаболизм, наоборот, — источником веществ, замедляющих старение других клеток. Кратко это можно описать выражением

$$\text{А} \leftrightarrows \text{К},$$

где А — анаболическая направленность, К — катаболическая направленность белкового метаболизма клетки или группы клеток (возрастные изменения всей популяции в целом не учитываются).

Известно, что вещества гормональной природы могут транспортироваться по проводящим тканям (Ziegler, 1975); следовательно, радиус действия таких связей не обязательно ограничивается окружающими клетками, в определенных ситуациях они могут быть очень протяженными. Важную роль в этом отношении должны играть направления транспорта и компартментация на уровне групп клеток. В конечном счете скорость старения каждой конкретной клетки зависит от того, каково распределение биологически активных веществ внутри клеточной системы и какова равнодействующая их влияния в каждой точке. Вполне возможно, что набор таких веществ достаточно ограничен, тогда решающим фактором следует признать еще и уровень их концентрации.

Можно привести несколько примеров, свидетельствующих в пользу предположения о том, что возрастные изменения клеток внутри популяции взаимосвязаны и эта связь является отрицательной обратной.

В литературе широко обсуждается вопрос о функциональных взаимоотношениях ситовидных элементов и их клеток-спутниц, но до сих пор оставался в тени вопрос о соотношении их возрастных изменений. Эта пара клеток представляет собой интересный объект для наблюдений характера взаимосвязи скорости старения соседних клеток. Одна из двух дочерних клеток (ситовидный элемент) через сутки, максимум двое, после образования почти полностью утрачивает протопласт, но окончательная гибель его все-таки не происходит, другая (клетка-спутница) —

в течение нескольких месяцев функционирования листа не обнаруживает признаков старения и сохраняет многие черты, свойственные меристематическим клеткам. Концентрация работы в ситовидном элементе снижается за сутки почти до нуля, в клетке-спутнице в течение длительного времени практически не снижается (см. рисунок, кривые *5* и *1*). С точки зрения особенностей белкового обмена первая клетка является типично катаболической, вторая — типично анаболической. Есть основания полагать, что катаболизм ситовидного элемента и анаболизм клетки-спутницы взаимосвязаны в такой степени, что их можно рассматривать как единую метаболическую систему, основанную на принципе отрицательной обратной связи. Центр метаболической активности по мере дифференциации смещается в клетку-спутницу. Другим примером подобной метаболической общности пары клеток, у которых возрастные изменения белкового синтеза подчинены отрицательной обратной связи, по-видимому, могут быть трихобласт и атрихобласт ризодермы корня (Данилова, 1974). Данные примеры иллюстрируют случай, когда поляризация метаболизма происходит в пределах минимальной системы, составленной из двух соседних клеток.

Отрицательная обратная связь изменений интенсивности белкового синтеза должна существовать и в пределах больших групп клеток и тканей. В частности, как метаболический «диполь» с полярной концентрацией анаболизма и катаболизма можно рассматривать клеточную систему «меристематическая зона—зона дифференциации осевого органа» (Prat, 1948; Синнот, 1963), хотя в этом случае безусловно следует быть более осторожным, чем тогда, когда рассматривается система, состоящая из пары клеток. Работы сотрудников кафедры биохимии Кембриджского университета (Sheldrake, Northcote, 1968, а, б) показали, что автолиз протопласта в заканчивающих развитие трахеальных элементах приводит к образованию высокой концентрации ауксина в ксилемном эксудате. По мнению этих авторов, отмирающие клетки ксилемы являются одним из основных источников ауксина в растении. Вероятно, с неменьшим основанием это положение можно распространить и на созревающие ситовидные элементы флоэмы, так как они тоже являются катаболическими по типу обмена клетками и наличие гормональных веществ во флоэмном эксудате также экспериментально установлено (Hoad, Bowen, 1968; Hoad et al., 1971; Hall, Baker, 1972). Из предположения, что в зонах дифференциации проводящих тканей образуются гормональные вещества, стимулирующие активность меристематических зон, не следует, что система обратных связей в данном случае ограничивается пределами одного апекса. Как отмечалось выше, решающую роль в этом отношении должны играть направления транспорта по проводящим тканям. Если образование гормональных веществ в зонах дифференциации проводящих тканей пока нельзя считать окончательно доказанным, то первостепенная роль этих тканей в их распределении и, таким образом, в регуляции развития целого растения не вызывает сомнения уже сейчас. Распределение обратных связей белкового метаболизма в системе «меристематические зоны—зоны дифференциации» целого растения несомненно имеет очень сложную топографию, но характер связей, по всей видимости, должен быть однозначным. При рассмотрении проблем морфогенеза деление растительного организма не на ткани, а на клеточные системы, метаболизм которых организован по принципу «диполя», в некоторых случаях может дать определенные преимущества.

Лист нельзя считать замкнутой метаболической системой, поскольку приток и отток веществ, в том числе и биологически активных, значителен. Тем не менее процесс развития листа также базируется на том, что одни клетки стареют и отмирают, а другие в это же время делятся и растут. Показательно в этом отношении, что завершение формирования проводящей системы листа по времени совпадает с окончанием роста клеток мезофилла. Там, где формирование проводящих пучков завершается раньше, рост клеток мезофилла также заканчивается раньше.

Наиболее равновесной в метаболическом отношении клеточной системой следует считать целое растение. Принцип отрицательной обратной связи возрастных изменений клеток в его онтогенезе проявляется достаточно четко. Все существующие жизненные формы растений объяснимы только при допущении жесткой сбалансированности явлений роста и старения в онтогенезе целого растения.

В заключение хочется еще раз напомнить, что приведенные выше экспериментальные данные (см. рисунок) характеризуют только возрастную кинетику клеточных популяций растения. Процесс дифференциации клеток и тканей значительно более сложен, он не ограничивается приобретением ими различий только по скорости старения (скорости снижения интенсивности белкового синтеза). Таким образом, предлагаемая схема возрастных взаимоотношений клеток внутри популяций не может быть использована для объяснения всей совокупности явлений, отождествляемых с понятием «дифференциация». Однако представляется, что скорость снижения интенсивности синтеза белков должна быть одним из наиболее важных факторов дифференциации, поскольку функционирование всех клеточных органелл находится в прямой зависимости от темпа оборота структурных белков в клетке.

Автор приносит свою глубокую благодарность М. Ф. Даниловой и А. Е. Васильеву, принявшим участие в обсуждении затронутых в статье проблем.

ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В., Г. В. Куликов. (1977). Возрастные изменения клеток мезофилла листопадных и вечнозеленых растений. Цитология, 19, 1 : 15—21. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Butler R. D. (1967). The fine structure of senescing cotyledons of cucumber. J. Exper. Bot., 18, 56 : 535—543. — Eilam J., R. D. Butler, E. W. Simon. (1971). Ribosomes and polysomes in cucumber leaves during growth and senescence. Plant Physiol., 47, 2 : 317—323. — Hall S. M., D. A. Baker. (1972). The chemical composition of *Ricinus* phloem exudate. Planta, 106 : 131—140. — Hoad G. V., M. R. Bowen. (1968). Evidence for gibberellin-like substances in phloem exudate of higher plants. Planta, 82 : 22—32. — Hoad G. V., S. K. Hillman, P. F. Wareing. (1971). Studies on the movement of indole auxins in willow (*Salix viminalis* L.). Planta, 99 : 73—88. — Matile Ph. (1975). The lytic compartment of plant cells. — Prat H. (1948). Histo-physiological gradients and plant organogenesis. Bot. Rev., 14 : 603—643. — Sheldrake A. R., D. H. Northcote. (1968a). The production of auxin by autolysing tissues. Planta, 80 : 227—236. — Sheldrake A. R., D. H. Northcote. (1968б). Some contituens of xylem sap and their possible relationship to xylem differentiation. J. Exper. Bot., 19, 61 : 681—689. — Ziegler H. (1975). Nature of transported substances. In: Transport in plants. I. Encyclopedia of plant physiology : 59—94.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 XI 1976.

SUMMARY

The age kinetics of the leaf cell population in *Fraxinus ornus* L. has been studied. The changes of concentration of the cytoplasmic ribosomes during the senescence of cells in mesophyll, epidermis, phloem, xylem and sclerenchima have been compared. It is shown that the rate of senescence of specialized cells in all types enumerated is different. Cell relations organized according to the principle of negative feed-back are supposed to be the basis of the mechanism of cell senescence rate differentiation.

УДК 576.744 : 581.4 : 581.45 : 582.715

Б. Р. Васильев, Н. С. Ростова

О НЕКОТОРЫХ КОРРЕЛЯЦИЯХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА *BRYOPHYLLUM (CRASSULACEAE)*

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АВТОМАТИЧЕСКИХ СИСТЕМ ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ОБЪЕКТОВ И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ ПРИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

B. R. VASSILIEV, N. S. ROSTOVA. ON SOME CORRELATIONS OF LEAF CHARACTERS OF *BRYOPHYLLUM (CRASSULACEAE)*. EXPERIENCE IN AUTOMATIC SYSTEM USAGE FOR OBJECT MEASUREMENTS AND DATA TREATMENT IN MORPHOLOGICAL INVESTIGATIONS

Изучена коррелятивная изменчивость морфологических признаков сформированных листьев побега бриофиллума и особенности изменения этих параметров в процессе роста. Измерение листьев производилось с помощью телевизионного анализатора универсального (ТАУ). Для обработки данных использован факторный анализ по методу главных компонент. Уровень скоррелированности всех признаков растущего листа значительно выше, чем у сформированного. По мере роста органа возрастает самостоятельность элементов системы. Прослежено изменение в процессе роста листа двух интегральных признаков, характеризующих размеры и форму листовой пластинки (I и II факторы). Возраст максимальной скорости роста совпадает с моментом окончания морфогенеза и достижения максимальной дифференциации пластинки листа.

Методы статистической обработки первичных данных с использованием ЭВЦМ широко и успешно применяются в различных отраслях науки и производства. Сбор этих первичных данных, однако, сталкивается с рядом технических трудностей.

Основа большинства научных исследований — описание формы — является одним из наиболее трудоемких этапов.

Формализация описания изображения объекта и автоматизация этого процесса позволяют значительно снизить затраты времени и труда экспериментатора. Для двумерных объектов эта проблема успешно разрабатывается сотрудниками Рижского ботанического сада[1] (Никоненко, Кулитис, 1974а, б; Никоненко и др., 1975). Перспективы, теоретическое и прикладное значение подобных исследований не вызывают сомнения. Созданный в Ботаническом саду АН Латв. ССР телевизионный анализатор универсальный (ТАУ) работает на принципе растрового разложения изображения путем построчного сканирования с последующим анализом видеосигнала. ТАУ способен уже в настоящее время автоматически анализировать изображение, регистрируя до 7—8 его основных параметров.

В данной работе приведены результаты изучения некоторых закономерностей развития формы листа (в процессе его роста) и изменчивости морфологического строения закончивших рост листьев вегетативного побега бриофиллума. Сопоставлены также данные ручного и автоматического измерений параметров листьев.

---

[1] Мы признательны А. В. Звиргзду и А. В. Никоненко за предоставленную нам возможность использовать в своих исследованиях указанную экспериментальную установку.

Материал и методика

Бриофиллум (*Bryophyllum daigremontianum* Berger, сем. *Crassulaceae*) является традиционным объектом морфофизиологических исследований. Это — суккулент, отличающийся медленным ростом и развитием. Пластохрон равен 10 дням, а рост листа продолжается 90—100 дней. Листья простые, без прилистников, супротивные, накрест лежащие. Черешок короткий. Толстая ланцетовидная пластинка листа имеет заостренный конец и слабо сердцевидное основание, доли которого направлены перпендикулярно адаксиальной стороне листа. Край пластинки крупнопильчатый со слабо заостренными зубцами (рис. 1).

Растения, полученные из придаточных почек, возникающих на листьях, высаживали в сосуды с керамзитопесчаной смесью, помещали в вегетационный домик и поливали питательным раствором Кнопа. Зимой бриофиллум выращивали в световой камере. Мы изучали вегетативные побеги в процессе их равномерного открытого роста.

Ранее (Васильев и др., 1975) было показано, что при открытом росте вегетативного побега бриофиллума пластохрон остается практически постоянным, а характер и параметры роста всех листьев в его средней части почти одинаковыми. Таким образом, очередные листья (метамеры) побега оказываются равноудаленными во времени друг от друга на величину пластохрона и находятся в каждый момент в различных фазах своего развития. В. М. Шмидт и Б. Р. Васильев (неопубликованные данные) пришли к выводу о возможности (при открытом росте побега) построения кривой роста листа путем единовременного (если величина пластохрона заранее известна) или двукратного (если величину пластохрона надо определить) измерения последовательных листьев растущего побега. Это означает фактически также и возможность получения всей информации о закономерностях развития метамера на основе одноразового анализа растущего побега.

Совокупность листьев модельного растения была разбита на 2 группы: в одну из них включены 14 закончивших рост листьев средней части побега, в другую — растущие листья верхушки побега, начиная с 3-го от конуса нарастания, длина которого составляла 10 % от окончательной, до закончившего рост 14-го листа. Обработка данных первой серии позволила охарактеризовать изменчивость морфологических признаков сформированных листьев побега, а второй — изменение параметров в процессе роста листа.

ТАБЛИЦА 1

Использованные признаки строения листа и их обозначения

№ п.п.	Признак*	Ручное измерение	ТАУ
1	Площадь листовой пластинки	s	S
2	Площадь прямоугольника, описанного около листа	—	XY
3	Длина листовой пластинки	y	Y
4	Ширина листовой пластинки	x	X **
5	Периметр листовой пластинки	p	P
6	Длина черешка	l	—
7	Длина всего листа	L	—
8	Коэффициент заполненности	—	S/XY
9	Коэффициент изрезанности края пластинки листа	p/y	P/Y
10	Коэффициент цельности пластинки листа	—	P/S
11	Коэффициент удлиненности листовой пластинки	y/x	Y/X

* Размерность признаков (различная при ручных и автоматических измерениях) не указывается, так как для приводимых результатов (коэффициенты корреляции) она не имеет значения.

** В период, когда проводились измерения на ТАУ, этот параметр еще не мог быть получен непосредственно. В настоящее время возможности установки значительно расширены.

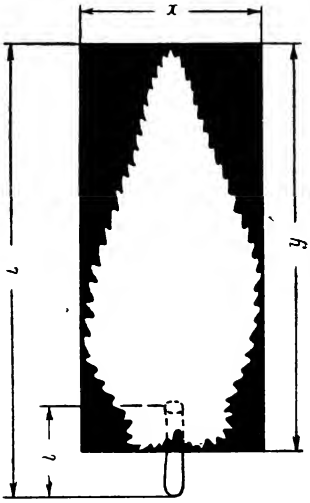


Рис. 1. Лист бриофиллума.

Обозначения те же, что и в табл. 1.

Для характеристики формы листьев мы использовали ряд прямых измерений и некоторые производные показатели (рис. 1, табл. 1).

Признаки 1, 3—7 характеризуют общие размеры листа и его частей; признак 2 является «подсобным» показателем и в дальнейшем непосредственно не использовался. Следует остановиться несколько подробнее на признаках 8—11. Наиболее «привычен» показатель удлиненности 11, т. е. отношение длины листовой пластинки к ее максимальной ширине. Признаки 8—10 могут быть рекомендованы для употребления при автоматизированных измерениях, так как получение их «вручную» слишком трудоемко. Отношение истинной площади листовой пластинки к площади описанного около нее прямоугольника (8) является как бы показателем соответствия сплошному прямоугольному изображению. Выбор прямоугольника в качестве «эталона» для сравнения был обусловлен как его простотой, так и техническими возможностями ТАУ. Чем более расчленена пластинка листа и чем острее углы ее основания и верхушки, тем меньше значения этого показателя. В дальнейшем для краткости мы будем называть этот признак коэффициентом «заполненности».

Отношение периметра пластинки листа к его длине (9) является, на наш взгляд, хорошим показателем степени изрезанности листа. Минимальные значения этого показателя достигаются при цельнокрайности.[2] Аналогичным показателем является и отношение периметра к площади (10), однако возможности его применения более ограничены, так как для подобных фигур значения этого отношения уменьшаются с увеличением размеров.

Все полученные цифровые данные были подвергнуты статистической обработке на ЭВМ М-222 в ВЦ Ленинградского университета (ЛГУ). Основные данные получены с помощью программы факторного анализа по методу главных компонент.[3] Наряду с показателями одномерной статистики ($\bar{x}$, $s_{\bar{x}}$, σ и др.) эта программа дает возможность получить полную матрицу парных корреляций (нами использовался обычный коэффициент корреляции Бравэ—Пирсона), данные о факторной структуре (факторные нагрузки и факторные дисперсии), значения факторов для каждого индивида.

Несколько подробнее остановимся на корреляционном и факторном анализе. Метод корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959, 1960) заключается в анализе полной матрицы парных корреляций и группировке всех исследуемых признаков по уровню их связей: внутриплеядные связи относительно высоки, межплеядные отсутствуют или значительно ниже по уровню. Факторный анализ (Лоули, Максвелл, 1967; Харман, 1972; Окунь, 1974; Weber, 1974) основывается на предположении о том, что согласованная изменчивость группы признаков определяется их общей зависимостью от непосредственно не наблюдаемой (скрытой) переменной — фактора (главной компоненты). Тогда описание k исследуемых признаков может быть выражено в виде m ($m \leqslant k$) таких факторов, каждый из которых является линейной комбинацией признаков следующего вида

---

[2] В дальнейшем следует, очевидно, исследовать возможные модификации этого показателя, например: $P/(X+Y)$.

[3] Мы признательны автору программ инженеру Биологического института ЛГУ С. Ф. Колодяжному за предоставленную возможность их использования в нашей работе и консультацию в оценке полученных результатов.

$$F_j=\lambda_j\,(R_{j1}x_1+R_{j2}x_2+R_{j3}x_3+\ldots+R_{ji}x_i+\ldots+R_{jk}x_k),$$

где F_j — фактор ($j = 1, 2, \ldots, m$), x_i — признак ($i = 1, 2, \ldots, k$), R_{ji} — коэффициент корреляции между ними (так называемая «факторная нагрузка») и λ_j — некоторые коэффициенты. Факторы не коррелируют друг с другом. Если структура связей признаков достаточно контрастна, т. е. все коэффициенты корреляции принимают какие-то максимальные или минимальные значения, то группировка признаков по корреляционным плеядам и по факторам проста и сходна. Каждый признак зависит от влияния только одного фактора. При более сложной корреляционной структуре факторный анализ позволяет определить вклад каждого фактора в изменчивость i-го признака (R^2_{ji} — факторная дисперсия или доля изменчивости). В методе главных компонент, использованном нами, 1-я главная компонента (I фактор) находится по полной корреляционной матрице таким образом, что $\sum\limits_{i=1}^{k} R^2_{1i}$ максимальна. 2-я главная компонента извлекает также максимум дисперсии, но уже из остаточной матрицы

$$|r|_1=|r|-|R|_1,$$

т. е. после вычитания всех корреляций, определяемых влиянием I фактора. Таким образом,

$$\sum_{i=1}^{k} R^2_{1i}\leqslant\sum_{i=1}^{k} R^2_{2i}\leqslant\ldots\leqslant\sum_{i=1}^{k} R^2_{ji}\leqslant\ldots\leqslant\sum_{i=1}^{k} R^2_{mi};$$

объем информации, извлекаемый каждым последующим фактором, убывает и соответственно наиболее интересны и легче интерпретируются первые главные компоненты.

Устранение влияния ранее выделенного фактора (факторов) позволяет расчленить всю систему корреляций на m независимых компонент подобно нахождению частных корреляций для пары признаков (Гладышева и др., 1974; Ростова, Колодяжный, неопубликованные данные).

Кроме группировки признаков, метод главных компонент позволяет получить основную часть содержащейся в них информации в виде набора из m новых интегральных признаков — факторов. Значения факторов вычисляются для каждого индивида в центрированном и стандартизованном виде ($\bar{x}_F = 0$, $\sigma_F = 1$). Это не только упрощает дальнейший анализ, так как $m < k$, но и выявляет наиболее существенные и, следовательно, наиболее общие характеристики исследуемого материала.

Результаты и их обсуждение

Вычисление корреляций между данными ручного и автоматического измерений показало практически полное их совпадение ($0.930 \leqslant r \leqslant 0.998$).

Морфологические признаки взрослых листьев побега бриофиллума оказались в различной степени изменчивыми (табл. 2).

Коэффициенты заполненности S/XY и изрезанности края пластинки листа P/Y имеют незначительную степень изменчивости ($CV < 10$), тогда как длина, площадь и коэффициент цельности пластинки листа отличаются высокой изменчивостью ($CV > 20$).

Уровень связи между большинством морфологических признаков взрослых листьев побега очень высокий (табл. 3).

На основе данных о парных корреляциях признаков листа построен корреляционный цилиндр. Были проанализированы корреляции, начиная с уровня связи 0.5. Обнаружено, что корреляционная структура

ТАБЛИЦА 2

Средние характеристики листа бриофиллума

Признак	$\bar{x}$	σ	CV
Y	169.33	35.33	20.9
X	86.05	13.65	15.8
P	502.36	84.81	16.9
S	8958.32	2761.21	30.8
L	178.43	33.41	18.7
l	32.43	5.69	17.6
Y/X	1.98	0.36	18.3
P/Y	3.00	0.21	7.0
P/S	5.96	1.41	23.7
S/XY	0.61	0.04	7.0

$\bar{x}$ — средняя арифметическая, σ — среднее квадратическое отклонение, CV — коэффициент вариации. Обозначения признаков те же, что и в табл. 1.

наиболее четко выявляется на уровне 0.7—0.8 (рис. 2). В выявленную плеяду входят в основном признаки размеров листовой пластинки и коэффициент ее цельности, т. е. те признаки, для которых $\sum |r| > 5.0$. Признаком-индикатором этой плеяды является длина листовой пластинки Y.

ТАБЛИЦА 3

Парные корреляции признаков сформированного листа бриофиллума

	Y	X	P	S	L	l	Y/X	P/Y	P/S	S/XY
Y	×									
X	545	×								
P	968	654	×							
S	897	795	917	×						
L	975	545	934	896	×					
l	143	260	128	102	216	×				
Y/X	679	—235	536	343	635	—046	×			
P/Y	—744	—124	—559	—569	—740	—115	—787	×		
P/S	—745	—826	—737	—904	—733	—203	—173	566	×	
S/XY	079	—031	—005	253	078	—380	155	—307	—372	×
$\Sigma \lvert r \rvert$	5.775	4.015	5.438	5.676	5.752	1.593	3.589	4.506	5.260	1.660

Здесь и в следующих таблицах нуль и точка перед десятичными разрядами для r опущены. Обозначения признаков те же, что и в табл. 1.

Рассмотрим данные о факторной структуре признаков сформированного листа (табл. 4, рис. 3).

Так же, как при анализе матриц парных корреляций, выделяется первая основная плеяда признаков размеров листа — первый фактор F_1. Ширина X, удлиненность Y/X и изрезанность края пластинки листа P/Y образуют группу признаков, зависимую от общих размеров листа, но в значительно меньшей степени. Основная часть изменчивости этих признаков связана со вторым фактором F_2 — фактором формы листовой пластинки. Длина черешка l и коэффициент заполненности S/XY, по-видимому, варьируют независимо от всех прочих изученных признаков (третий и четвертый факторы).

В сумме F_1 и F_2 включают 76.1% изменчивости исследованных признаков, и именно эти факторы поддаются наиболее содержательной интерпретации. F_1 определяет общий рост листовой пластинки. Направленность этого роста F_2, определяющая ту или иную форму листа, не связана непосредственно с первым фактором.

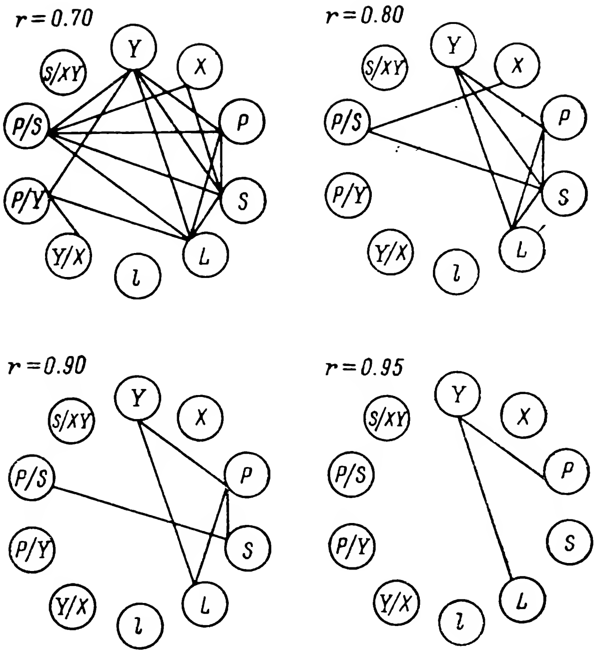


Рис. 2. Корреляционная плеяда признаков закончившего рост листа бриофиллума. Обозначения те же, что и в табл. 1.

Средние показатели размеров для растущего листа, естественно, интереса не представляют. Отметим, что растущие листья более удлиненные, чем закончившие рост. Это выражается как в среднем значении признака *Y*/*X* (2.32 — у растущего и 1.98 — у сформированного), так и в размахе изменчивости (1.9—4.4 и 1.4—2.7 соответственно). У растущих листьев значительно выше индекс *P*/*S*. Это вполне объяснимо, так

ТАБЛИЦА 4

Факторная структура признаков сформированного листа бриофиллума

Признак	F_1		F_2		F_3		F_4		Суммарная дисперсия
	R	*D*	*R*	*D*	*R*	*D*	*R*	*D*	
Y	+975	951	—098	010	+137	019	+135	018	998
X	+654	428	+710	504	—227	052	+070	005	988
P	+942	887	+075	006	+102	010	+273	074	977
S	+955	912	+176	031	—198	039	+078	006	988
L	+965	932	—062	004	+159	025	+064	004	965
l	+187	035	+465	216	+605	366	—602	362	979
Y/*X*	+564	318	—742	551	+335	112	+036	001	983
P/*Y*	—749	562	+490	240	—118	014	+294	086	902
P/*S*	—865	749	—269	072	+326	107	+214	046	973
S/*XY*	+195	038	—414	171	—786	617	—371	138	964
Суммарная факторная дисперсия в %	58.1		18.0		13.6		7.4		97.2

F_1—F_4 — первый—четвертый факторы соответственно, *R* — коэффициент корреляции, *D* — факторная дисперсия. Обозначения признаков те же, что и в табл. 1.

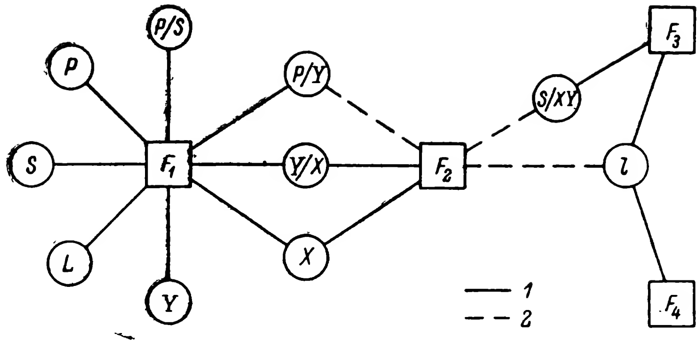


Рис. 3. Графическое представление факторной структуры признаков сформированного листа бриофиллума.

1 — $0.5 < |r| < 1$; 2 — $0.4 < |r| < 0.5$. Обозначения те же, что и в табл. 1 и 4.

как отношение периметра к площади у подобных фигур должно уменьшаться с их увеличением. По остальным признакам существенных различий не наблюдается.

Корреляции признаков листа в процессе его формирования заведомо не сводятся к линейной модели, используемой в факторном анализе. Однако даже линейные корреляции (табл. 5) исследованных признаков оказались достаточно высокими, а их факторная структура поддается интерпретации и имеет биологический смысл.

ТАБЛИЦА 5

Парные корреляции признаков растущего листа бриофиллума

	Y	X	P	S	L	l	Y/X	P/Y	P/S	S/XY
Y	×									
X	994	×								
P	992	982	×							
S	961	964	942	×						
L	988	979	978	943	×					
l	965	958	951	936	979	×				
Y/X	−862	−866	−871	−753	−850	−816	×			
P/Y	650	614	732	484	636	591	−715	×		
P/S	−936	−919	−948	−808	−925	−886	934	−806	×	
S/XY	418	413	409	558	409	443	−431	064	−261	×
$\Sigma\|r\|$	7.766	7.689	7.805	7.349	7.687	7.525	7.098	5.292	7.423	3.406

Обозначения те же, что и в табл. 3.

Согласованность изменения всех изученных признаков листа в процессе его формирования значительно выше, чем у листьев, закончивших рост ($\Sigma\Sigma|r| = 69.040$ и 43.264 соответственно).

Размерные характеристики оказались достаточно тесно связанными и в том, и в другом случае. Однако такие признаки, как ширина листовой пластинки и длина черешка, у растущего листа входят в ядро основной корреляционной плеяды (рис. 4), практически не отличаясь по уровню связи от остальных размерных признаков, в то время как у сформированных листьев ширина пластинки значительно слабее связана с прочими признаками, а связь их с длиной черешка отсутствует.

Удлиненность или вытянутость листа в процессе его роста значительно изменяется. При формировании листовой пластинки ее расширение (за счет маргинального роста) преобладает над ростом в длину. Это подтверждается высокими отрицательными корреляциями отношения длины к ширине со всеми прочими размерными показателями. У сфор-

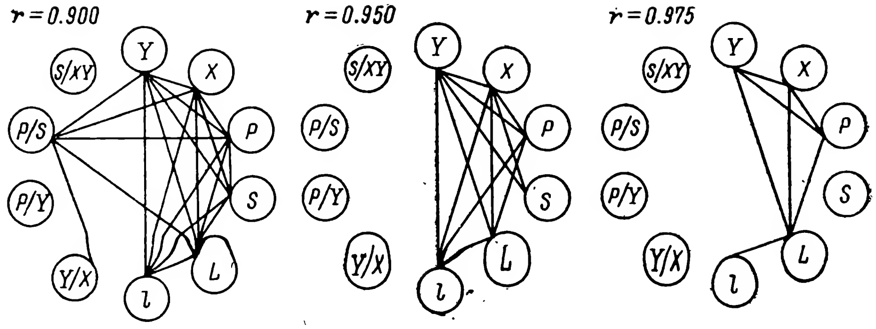


Рис. 4. Корреляционная плеяда признаков растущего листа бриофиллума.
Обозначения те же, что и в табл. 1.

мированного листа наблюдается обратная зависимость — наиболее длинные листья являются и наиболее вытянутыми.

Аналогичная закономерность выявляется при сравнении корреляции признака P/Y со всеми остальными у формирующихся и закончивших рост листьев, хотя изменение направления связи в этих случаях противоположно (знак изменяется от плюса к минусу).

Поведение признаков P/S и S/XY изменяется меньше. Можно отметить у взрослых листьев снижение уровня связей (корреляции) признака S/XY вплоть до нуля.

Более высокий уровень связанности (скоррелированности) признаков отражается, естественно, и на факторной структуре (табл. 6, рис. 5). Значительно повышается вес F_1' (почти 82% суммарной факторной дисперсии) как за счет увеличения всех факторных нагрузок, так и за счет включения признаков X и l. Таким образом, F_1' соответствует F_1 и F_2 и характеризует в этом случае не только размер, но и форму листа. Для F_2' можно отметить приблизительное соответствие F_3 (фактор заполненности и цельнокрайности пластинки листа).

ТАБЛИЦА 6

Факторная структура признаков растущего листа бриофиллума

Признак	F_1'		F_2'		F_3'		F_4'		Суммарная дисперсия
	R	D	R	D	R	D	R	D	
Y	+991	982	+015	000	+119	014	+014	000	997
X	+983	967	+033	001	+148	022	−034	001	991
P	+993	987	−043	002	+035	001	+081	006	997
S	+939	881	+249	062	+185	034	+107	011	988
L	+983	966	+016	000	+137	019	+010	000	985
l	+963	927	+075	006	+154	024	+035	001	958
Y/X	−908	824	+086	007	+257	066	+317	101	997
P/Y	+709	502	−537	288	−393	154	+233	054	999
P/S	−955	911	+247	061	+067	004	+113	013	989
S/XY	+456	208	+796	633	−393	155	+059	003	999
Суммарная факторная дисперсия, в %	81.6		10.6		4.9		1.9		99.0

Обозначения те же, что и в табл. 4.

Рассмотрим, наконец, характер изменения полученных нами интегральных признаков F_1' и F_2' в процессе роста листа.

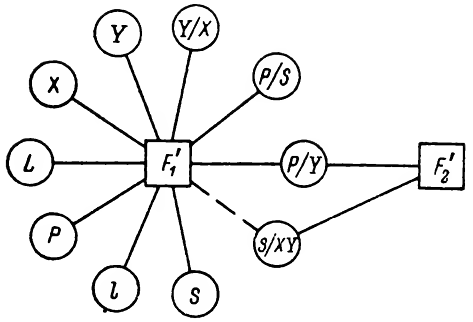


Рис. 5. Графическое представление факторной структуры признаков растущего листа бриофиллума.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

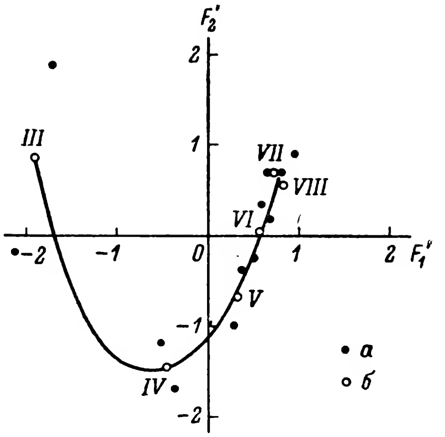


Рис. 6. Сопряженное изменение значений факторов F_1' и F_2' в процессе роста листа бриофиллума.

а — значение факторов для каждого листа данного междоузлия, *б* — среднее значение факторов для пары супротивных листьев. *Римские цифры* указывают номер междоузлия, считая от конуса нарастания.

Сочетание изменений по двум факторам может быть изображено плавной кривой, отражающей процесс нарастания размеров и становления формы развивающейся листовой пластинки (рис. 6).

Значение фактора размеров F_1' последовательно увеличивается по мере роста листа. Иначе изменяется F_2. На ранних этапах формирования листа происходят уменьшение заполненности и увеличение относительной изрезанности его пластинки. На заключительных этапах направление изменений противоположное.

Использование методики пластохронного индекса листа, предложенной Эриксоном и Мичелини (Erickson, Michelini, 1957), позволило представить этот процесс во времени. Применив разработанный ранее аппарат математического анализа роста листа (Васильев и др., 1975), мы определили положение критических точек роста T_1, T_2 и T_3 на оси времени (рис. 7). Отметим, что фактор F_2' приобретает минимальное значение в непосредственной близости к точке T_2, в которой лист имеет второй крити-

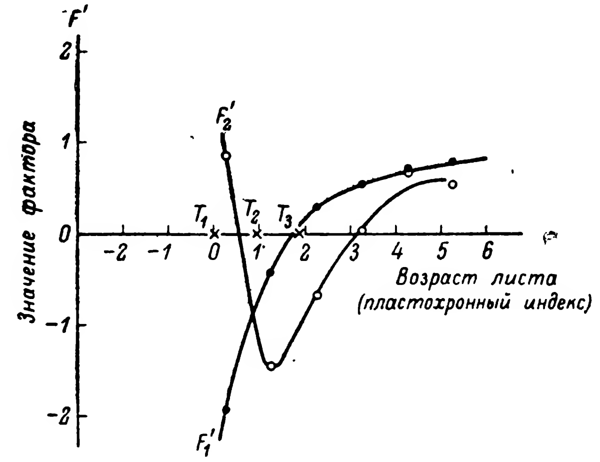


Рис. 7. Изменение значений факторов F_1' и F_2' в процессе роста листа бриофиллума.

T_1, T_2, T_3 — первый, второй и третий критический возраст листа.

ческий возраст (возраст нулевого ускорения и максимальной скорости роста) и второй критический размер, равный 37% от окончательного размера.

Заключение

Автоматизация измерений не только значительно ускоряет и облегчает получение традиционных морфологических показателей, но и позволяет применить новые признаки формы. Можно надеяться, что дальнейшее развитие теоретических основ и технического обеспечения подобных исследований позволит положить начало созданию методов объективных количественных описаний биологических структур.

В данной работе мы использовали две группы признаков листа — разнообразные показатели размеров и признаки, характеризующие его форму.

Выяснилось, что последние, в особенности P/Y и S/XY, обладают наименьшей вариабельностью не только у сформированного, но даже у растущего листа. Вероятно, на такие малоизменчивые и относительно независимые от других признаки следует обращать основное внимание при таксономических исследованиях.

При общем сходстве характера связей между изученными признаками сформированного и растущего листьев обращает на себя внимание значительно бóльшая скоррелированность параметров последнего. По мере роста органа гомеостаз формообразовательных процессов постепенно снижается и в результате этого уменьшается степень целостности системы, возрастает самостоятельность ее элементов.

Первые этапы роста листа, таким образом, регулируются жестко внутренними факторами.

У растущего листа все признаки размеров и формы, кроме коэффициента изрезанности края пластинки P/Y и коэффициента заполненности S/XY, входят в I фактор F'_1. У сформированного листа F'_1 распадается на факторы размеров F_1 и формы F_2.

Заслуживает внимания, как нам кажется, подтверждение закономерностей роста, выявленных ранее у признака длины листовой пластинки, для всего комплекса признаков размеров и формы листа — I фактора F'_1.

В точке, в которой значение F'_2 минимальное, заканчивается морфогенез, завершается процесс закладки всех структур (частей), достигается максимальная дифференциация пластинки листа.

В дальнейшем происходит только разрастание ранее образовавшихся частей пластинки.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., И. П. Савинов, В. М. Шмидт. (1975). К математическому анализу роста листьев. Исследование функции Гомпертца. Бот. ж., 60, 2 : 209—216. — Гладышева Н. М., Н. С. Ростова, В. Г. Смирнов. (1974). Изучение корреляций между устойчивостью к полеганию и морфологическими особенностями диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи. В кн.: Селекция, семеноводство и сортовая агротехника озимой ржи. Тез. докл. III Всес. науч.-метод. совещ., М. : 65—68. — Лоули Д., А. Максвелл. (1967). Факторный анализ как статистический метод. — Никоненко А. В., М. А. Кулитис. (1974а). Распознавание образов в морфологии растений. В сб.: Распознавание образов, 1. Рига : 72—79. — Никоненко А. В., М. А. Кулитис. (1974б). Формализация описаний структур листьев некоторых видов древесных. В кн.: Прогнозирование в ботанике, V. Рига. — Никоненко А. В., А. В. Звиргзд, М. А. Кулитис. (1975). Статистическое описание образа конфигурации листа на примере *Betula pendula* var. *dalecarlica* (L. f.) C. K. Schneid. Изв. АН Латв. ССР, 7 : 27—34. Рига. — Окунь Я. (1974). Факторный анализ. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9, 2 : 137—141. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. ЛГУ, 1 : 27—36. — Харман Г. (1972). Современный факторный анализ. — Erickson R. O., F. J. Michelini. (1957). The plastochron index. Amer. J. Bot., 44, 4 : 297—305. — Weber E. (1974). Einführung in die Faktorenanalyse.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 26 III 1976.

SUMMARY

Correlative variation of morphological characters during ontogenesis and in mature leaves of *Bryophyllum* was investigated using Television Analyzer Universal (TAU). For data treatment methods of general components as a part of factorial analysis were used. Level of correlation within all the characters of growing leaf is significantly higher in comparison with mature ones. Two integral characters determine size and form of leaf lamina (the I and 2 factors) which are traced during the leaf growing process. The time of maximal growth rate coincides with morphogenesis completion and with maximal differentiation of leaf lamina. Independence of system elements increases with the growth of the leaf.

УДК 537.533.35 : 581.14 : 581.821.1 : 581.45 : 582.738

И. М. Кравкина

ФОРМИРОВАНИЕ КУТИКУЛЫ ЛИСТА *ASTRAGALUS SURCHANENSIS* M. POP. *(FABACEAE)*

I. M. KRAVKINA. FORMATION OF LEAF CUTICLE IN *ASTRAGALUS SURCHANENSIS* M. POP. (*FABACEAE*)

Проведено электронномикроскопическое исследование формирования кутикулы листа *Astragalus surchanensis* в процессе его развития. Уже в апикальной меристеме побега над поверхностным слоем клеток обнаруживается тонкий кутикулярный покров. Дендритоподобные структуры в кутикуле появляются на стадии протодермы. Вначале они имеют форму клиньев, образовавшихся из пектинового слоя, расположенного под кутикулой. Затем, по мере развития листа, удлиняясь, они постепенно внедряются в кутикулу. Сформировавшаяся кутикула почти целиком пронизана ими. Прослежены изменения, происходящие в структуре клеток протодермы и эпидермы. Обсуждается вопрос об участии клеточных органелл в биосинтезе кутикулы.

Уже давно предложена гипотеза о происхождении кутикулы из липидных веществ, которые образуются в клетках эпидермы, перемещаются на поверхность и здесь окисляются (Lee, Priestley, 1924). Обнаружение кутикулы на внутренней стороне наружной эпидермальной стенки подтвердило представление о том, что кутин является продуктом протоплазмы эпидермальной клетки (Anderson, 1934). Однако ясного представления о механизмах и путях выделения кутикулы до сих пор нет. Одни авторы полагали (Ziegenspeck, 1928), что она выделяется непрерывно в виде капель через тончайшие поры клеточной стенки одновременно по всей ее поверхности. Другие считали (Fritz, 1937), что отложение кутина на наружной стенке эпидермы происходит локально и периодически; последнее объясняет слоистость кутикулы. По мнению целого ряда авторов (Lee, Priestley, 1924; Bolliger, 1959; Frey-Wyssling, 1959; Bancher et al., 1960; Мирославов, 1974), транспорт прокутина — предшественника основного вещества кутикулы — через наружную эпидермальную стенку происходит путем диффузии в любом ее участке. Согласно взглядам других исследователей (Maier, 1968; Chafe, Wardrop, 1973; Wilson, Sterling, 1976), существуют особые пути для транспорта прокутина — дендриты.

По данным Колаттукуди (Kolattukudy, 1970), большинство развивающихся листьев *Vicia faba* синтезирует кутин очень быстро. Синтез его фактически прекращается, когда лист достигает полного развития. Отложение кутина происходит с внутренней стороны уже образовавшегося слоя кутикулы (Sitte, Rennier, 1963). Особенно хорошо это прослежено в работе Ярвиса и Уордропа (Jarvis, Wardrop, 1974).

До сих пор мало известно о роли клеточных органелл в формировании кутикулы. Лишь в одной из известных нам работ (O'Brien, 1967) высказывается предположение относительно клеточных органелл, принимающих участие в биосинтезе прокутина. Немногочисленны данные и об ультраструктуре кутикулы развивающегося листа (Jarvis, Wardrop, 1974).

В настоящей работе рассматриваются ультраструктура кутикулы и ее формирование у листа астрагала в процессе его развития; прослеживаются также изменения, происходящие в строении протопластов протодермальных и эпидермальных клеток. Обсуждается вопрос об участии клеточных органелл в формировании кутикулы.

Материал и методика

Объектом исследования были растения *Astragalus surchanensis* M. Pop., произрастающие в условиях пустыни в заповеднике Тигровая балка (Таджикская ССР, 300 км от г. Душанбе). Материал собирался в апреле в период интенсивного роста и развития растений.

Исследовались клетки: 1) наружного слоя апикальной меристемы побега; 2) протодермы зачаточного листа (длиной 1—2 и 3—4 мм); 3) эпидермы листа (длиной 7—8, 9—10, 19—21, 23—24 и 25—26 мм). Кутикула рассматривалась с обеих сторон листовой пластинки.

Фиксировались ростовые почки с примордиями и отдельные листья на различных этапах развития. В последнем случае выбирались участки из средней трети листовой пластинки между центральной жилкой и краем, точно над мезофиллом листа. Фиксация проводилась по обычной методике глутаральдегидом-осмием с последующей заливкой в эпон.

Результаты исследования

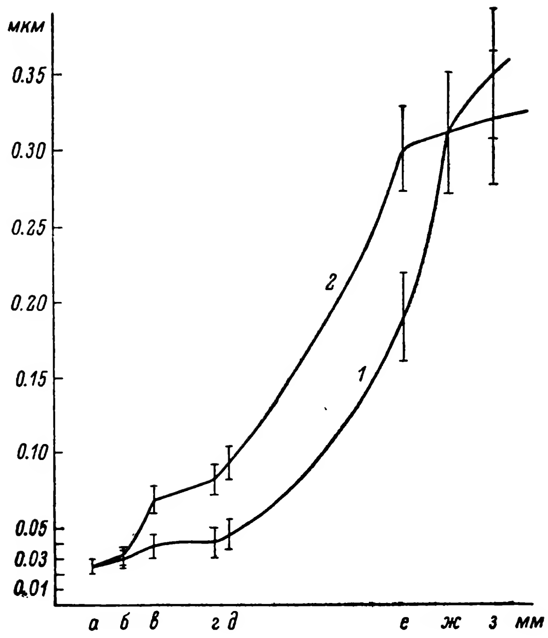
Ультраструктура клеток протодермы

Апикальная меристема побега. Ядро округлое, располагается в центре клетки и занимает значительную часть площади ее среза. В ядрышках наблюдаются фибриллярный и гранулярный компоненты. Последний выражен более четко. Определенной закономерности в их распределении не обнаруживается. Кроме того, в ядрышке всегда присутствует вакуоль. В ядре содержится диффузный, конденсированный и очень часто околоядрышковый хроматин. Перинуклеарное пространство ядерной оболочки имеет расширенные участки (табл. I, *а*, показано двойной стрелкой; см. вклейку). На наружной мембране ядерной оболочки встречаются рибосомы.

Пластиды мелкие (2—3 мкм), от овальной до вытянутой формы (табл. I, *а*, *б*). Часто в них выявляются немногочисленные граны, обычно из 5—6 тилакоидов (табл. I, *б*). Кроме того, в пластидах имеется периферический ретикулум в виде коротких цистерн и находятся трубочки с постоянным диаметром, ориентированные перпендикулярно оболочке пластиды. Одним концом трубочки прилегают к пластидной оболочке, а другим иногда к периферическим тилакоидам. В строме некоторых пластид видны крахмальные зерна, осмиофильные глобулы и рибосомы.

Митохондрии, как и пластиды, расположены по всей цитоплазме клеток. Они имеют обычно округлую форму и пластинчатые кристы (табл. I, *а*, *б*). Мембраны крист мало контрастны. В матриксе митохондрий наблюдаются рибосомы и иногда интрамитохондриальные гранулы. Имеются также участки просветленного матрикса, в которых можно разглядеть структуры, представляющие собой, по-видимому, нити ДНК. Гранулярный эндоплазматический ретикулум встречается по всей цитоплазме клетки, на срезах видны отдельные короткие профили его цистерн. Наблюдаются также элементы агранулярного ретикулума, обычно очень короткие, неправильной формы.

Аппарат Гольджи представлен немногочисленными диктиосомами, состоящими из 3—4 цистерн (табл. I, *б*). От цистерн отчленяются немногочисленные мелкие пузырьки с электроннопрозрачным содержимым. Рибосомы многочисленные, преимущественно свободные (табл. I, *а*, *б*). Микротрубочки встречаются в непосредственной близости от плазмалеммы.



Толщина кутикулы протодермы в апикальной меристеме и основных клеток эпидермы листа *Astragalus surchanensis* на адаксиальной (*1*) и абаксиальной (*2*) сторонах.

а — апикальная меристема побега; *б* — лист длиной 1—2 мм; *в* — то же 3—4 мм; *г* — лист длиной 7—8 мм, *д* — то же 9—10, *е* — то же 19—21, *ж* — то же 23—24, *з* — то же 25—26 мм.

Липидные капли немногочисленны, округлой формы и примерно одинакового размера (порядка 0.1 мкм).

Вакуолизация слабая. Вакуоли в основном мелкие, округлой или неправильной формы, рассеяны по всей клетке. Они, как правило, содержат хлопьевидные осмиофильные включения и миелиноподобные тела.

Плазмалемма слабо извилистая, плотно примыкает к оболочке.

Наружные стенки клеток в 2—2.5 раза толще, чем внутренние. Они образуют довольно большие выступы наружу (табл. I, *а*; II, *а*; см. вклейку). Кутикула, покрывающая клеточные стенки, имеет вид тонкой темной гомогенной пленки (табл. II, *а*) толщиной 0.02 мкм (см. рисунок, *а*). На внутренних стенках клеток наблюдаются многочисленные плазмодесмы.

Лист длиной 1—2 мм. Здесь и в дальнейшем будут приводиться в основном данные об изменениях структуры протодермальных и эпидермальных клеток в процессе развития листа.

Ширина перинуклеарного пространства становится одинаковой на всем протяжении ядерной оболочки. В пластидах продолжает накапливаться крахмал. Часто они буквально забиты крахмальными зернами. Более развитым выглядит гранулярный эндоплазматический ретикулум. Профили его удлиняются, и общее число их в клетке заметно возрастает. Чаще встречаются диктиосомы. Активность их несколько повышается: увеличивается количество отчленяемых ими пузырьков, содержимое которых имеет зернистую структуру (табл. III, *а*; см. вклейку). Вакуоли укрупняются, наблюдаются картины их слияния. Кроме обычных хлопьевидных образований, в них можно видеть крупные осмиофильные включения (табл. III, *б*). Число и размеры этих включений варьируют в широких пределах. Обычно они имеют округлые очертания и заполняют большую часть вакуоли. Описанные осмиофильные включения независимо от размера всегда примыкают к тонопласту. На этой стадии развития четко проявляется асимметричность плазмалеммы, более осмиофильным является ее наружный слой. Наружные стенки клеток утолщаются, их внешние стороны выпрямляются (табл. II, *б*).

Толщина кутикулы на обеих сторонах листа составляет примерно 0.03 мкм (см. рисунок, *б*), т. е. почти не увеличивается по сравнению с предыдущей стадией развития клеток. Под кутикулой располагается электронноплотная прослойка, составляющая иногда две трети ее толщины (табл. II, *б*). Эта прослойка, по-видимому, состоит из пектина. В толще кутикулы наблюдаются электронноплотные образования в виде клиньев — выросты прослойки, подстилающей кутикулу. Они представляют собой зачатки структурного компонента кутикулы — дендритов (Maier, 1968; Martin, Juniper, 1970; Мирославов, 1974). Следовательно, на этой стадии развития листа пектин начинает внедряться в кутикулу.

С абаксиальной стороны листа зачатки дендритов в кутикуле выражены слабее.

Лист длиной 3—4 мм. На этой стадии происходит значительное уменьшение относительной площади ядра в протопласте; при этом оно смещается к внутренней стенке клетки. В хлоропластах заметных изменений не обнаружено. Появляются митохондрии чашевидной формы. Гранулярный эндоплазматический ретикулум более развит. На срезах видны его удлиненные профили, нередко образующие скопления (табл. IV, *а*; см. вклейку).

Встречаются цистерны агранулярного эндоплазматического ретикулума. Наблюдается дальнейшее усиление активности аппарата Гольджи. Диктиосомы обычно насчитывают 5—6 цистерн. Пузырьки имеют зернистое содержимое. Почти во всех клетках формируются крупные центральные вакуоли, заполненные только хлопьевидным осмиофильным содержимым. Имеются также скопления мелких вакуолей, обнаруживающих тенденцию к слиянию. В гиалоплазме по-прежнему много свободных рибосом, часть из них в виде полисом. Асимметричность плазмалеммы становится еще более четко выраженной. Появляется больше липидных капель. Между клеточной стенкой и плазмалеммой обнаруживаются электронноплотные включения округлой формы, сходные с липидными каплями. Наблюдаются и так называемые секреторные лунки, образуемые инвагинациями плазмалеммы и представляющие собой места наибольшей активности последней (Данилова, Бармичева, 1977). Внешние клеточные стенки с адаксиальной стороны листа утолщаются примерно вдвое и достигают 0.3 мкм.

Толщина кутикулы на абаксиальной стороне листа возрастает в 2 раза по сравнению с листом длиной 1—2 мм и достигает 0.07 мкм (см. рисунок, *в*). В ней отчетливо видны зачатки дендритов. Они по-прежнему имеют вид клиньев, обращенных острием к поверхности листа, и обычно достигают середины толщи кутикулы (табл. II, *в*). Кутикула адаксиальной стороны листа обнаруживает такое же строение, но ее толщина почти в 2 раза меньше — 0.04 мкм (см. рисунок, *в*).

Ультраструктура клеток эпидермы

Лист длиной 7—8 мм. В структуре эпидермальных клеток выявляются более существенные различия по сравнению с ранее описанными. Появляется большое число клеток с очень уплотненной цитоплазмой, в которой резко выделяются элементы агранулярного эндоплазматического ретикулума (табл. IV, *б*). Их мощные скопления встречаются в этих клетках по всему слою цитоплазмы. Имеются также клетки с просветленной гиалоплазмой, в которых преобладает гранулярный эндоплазматический ретикулум. Количество его профилей увеличивается незначительно (табл. V, *а*; см. вклейку). Дальнейшие изменения наблюдаются в аппарате Гольджи. Пузырьки достигают больших размеров. Часть их имеет зернистое содержимое, появляются и пузырьки с волокнистым содержимым (табл. V, *б*, показано стрелками). В цитоплазме эпидермальных клеток, прилегающих к основанию волосков, встречаются диктиосомы с сильно расширенными цистернами и пузырьками. Еще больший объем занимает центральная вакуоль. Между клеточной стенкой и плазмалеммой иногда наблюдается светлая зона (периплазма). Наружные стенки клеток эпидермы с абаксиальной стороны листа утолщаются примерно вдвое, достигая 0.95 мкм.

Кутикула на адаксиальной стороне листа не отличается по толщине и структуре от кутикулы зачаточного листа 3—4 мм длиной. На абаксиальной стороне она несколько толще (0.08 мкм — см. рисунок, *г*). Дендриты теряют клиновидную форму. Их толщина становится более или менее одинаковой на всем протяжении. Они довольно сильно вытягиваются, иногда незначительно ветвятся, но по-прежнему достигают лишь середины толщины кутикулярного слоя (табл. II, *г*). На внутренней тангенциальной стенке, обращенной в межклетник, также часто наблюдается очень тонкий слой кутикулы, в котором заметны радиально ориентированные дендриты.

Лист длиной 9—10 мм. Эпидермальные клетки на адаксиальной стороне листа образуют выросты в виде папилл (табл. IV, *в*). При этом ядро довольно часто перемещается в апикальную часть клетки. В ядрышке происходит разделение гранулярного и агранулярного компонентов на две отчетливые зоны. Центральная часть ядрышка уплотняется, в ней скапливаются фибриллы. Гранулярный компонент располагается строго по периферии. В ряде случаев наблюдаются ядрышковые вакуоли. Весьма значительно сокращается количество элементов агранулярного эндоплазматического ретикулума, в то время как в гранулярном изменений не происходит. Кутикула утолщается незначительно (см. рисунок, *д*).

Лист длиной 19—21 мм. Ядро вновь располагается около внутренней тангенциальной стенки. Четкое разделение компонентов ядрышка на зоны исчезает. Строма хлоропластов становится плотнее, содержание крахмала в них уменьшается, а количество осмиофильных глобул возрастает. При этом наблюдается обратная корреляция между размерами глобул и их плотностью. Диктиосомы становятся менее активными (табл. VI, *а*; см. вклейку). Вакуоли содержат много осмиофильного вещества. Оно откладывается сплошным слоем по всей внутренней поверхности тонопласта. Появляются очень крупные — порядка 2—3 мкм в диаметре — липидные капли. Они иногда располагаются в непосредственной близости от плазмалеммы (табл. VI, *б*), но картины их выхода из протопласта не наблюдались. Плазмалемма становится более извилистой. Значительно увеличивается число секреторных лунок, имеющих мелкозернистое, более электронноплотное, чем основное вещество клеточной стенки, содержимое. Часто рядом с последним располагаются осмиофильные включения округлой формы, сходные с липидными каплями, наблюдающимися в гиалоплазме. Асимметричность плазмалеммы выражена меньше.

Утолщаются наружные стенки клеток эпидермы: с адаксиальной стороны примерно в 3 раза, с абаксиальной — только в 1.5. Внутренние тангенциальные и радиальные стенки эпидермальных клеток становятся соизмеримыми по толщине между собой, но вдвое уступают наружным клеточным стенкам, достигающим 1.5—1.8 мкм.

Кутикула на абаксиальной стороне листа становится примерно в 3.5 раза толще, чем у листа длиной 9 мм, и достигает 0.3 мкм (табл. II, *е*; рисунок, *е*). С адаксиальной же стороны она утолщается примерно в 5 раз, но остается все же почти в 1.5 раза тоньше (0.19 мкм) кутикулы на абаксиальной стороне листа (табл. II, *д*; рисунок, *е*). Сеть дендритоподобных структур в кутикуле на абаксиальной стороне листа сильно разветвляется, тем не менее в ней сохраняется радиальная ориентация тяжей. Дендриты не пронизывают всей толщи кутикулы. Они имеют четкую внешнюю границу распространения (табл. II, *е*, показано двойной стрелкой). Таким образом, в кутикуле появляются 2 слоя: узкий гомогенный наружный слой, составляющий $^1/_{10}$ часть всей толщи кутикулы, и внутренний — неоднородный по структуре слой, пронизанный дендритами. С адаксиальной стороны листа гомогенный наружный слой проявляется значительно менее отчетливо. Во внутреннем слое кутикулы на этой стороне листовой пластинки дендриты разветвлены меньше, а радиальная направленность их выражена лучше.

Лист длиной 23—24 мм. На этой стадии развития листа состояние органелл в клетках эпидермы такое же, как у листа длиной 19—21 мм. По-прежнему в периплазматическом пространстве много осмиофильных включений, сходных с липидными каплями гиалоплазмы, и есть участки с мелкозернистым содержимым. Продолжается утолщение наружной стенки клеток эпидермы и кутикулы с адаксиальной стороны листа. Толщина кутикулы на адаксиальной стороне листа увеличивается в 1.5 раза по сравнению с листом длиной 19—21 мм. С абаксиальной стороны утолщение кутикулы незначительное. В результате на этой стадии развития листа кутикула достигает одинаковой толщины на обеих сторонах листовой пластинки (0.31 мкм) (см. рисунок, *ж*). Дендриты сильно разветвляются, и направленность в их ориентации не сохраняется. В ряде случаев тонкая кутикула наблюдалась на внутренних стенках клеток эпидермы (табл. II, *з*), а также у субэпидермальных клеток мезофилла в области межклетников. Дендритоподобные структуры в ней обычно слабо ветвятся.

Лист длиной 25—26 мм. Ядро некрупное, округлой формы, располагается у внутренней тангенциальной стенки. Конденсированный хроматин распределяется в основном по его периферии. В ядрышке по-прежнему наблюдаются два компонента (фибриллярный и гранулярный), размещающиеся отдельными участками. Встречается околоядрышковый хроматин.

Хлоропласты сильно вытянуты, располагаются они преимущественно в базальной части клеток эпидермы. Число тилакоидов в их гранах уменьшилось до 2—4. Хорошо выражен периферический ретикулум. Строма хлоропластов остается уплотненной. В ней имеются рибосомы и скопления пластоглобул, концентрирующихся ближе к концам пластид (табл. VI, *г*). В периферической зоне хлоропластов наблюдаются трубочки равного диаметра, ориентированные перпендикулярно оболочке пластиды.

Митохондрии мелкие, округлой формы, чаще встречаются в базальной части эпидермальных клеток. Они имеют хорошо развитую систему крист (табл. VI, *г*).

Гранулярный эндоплазматический ретикулум развит слабо. Отдельные, часто короткие профили его цистерн расположены по всему пристенному слою цитоплазмы. Еще реже обнаруживаются элементы агранулярного ретикулума.

Число диктиосом уменьшается, и резко снижается их активность. Они состоят из 4—6 плотно упакованных цистерн. Правда, еще имеется небольшое количество пузырьков обоих типов: с зернистым и с волокнистым содержимым.

Плазмалемма в основном слабо извилистая, асимметричность ее весьма незначительная, но еще встречаются небольшие секреторные лунки и наблюдаются сходные с липидными каплями электронноплотные включения округлой формы в периплазме.

Толщина стенок эпидермальных клеток не изменилась и по-прежнему составляет около 2 мкм.

Кутикула утолщается с обеих сторон листа, причем у зрелого листа на адаксиальной стороне она становится толще (0.35 мкм), чем на абаксиальной (0.32 мкм) (см. рисунок, *з*). Характер же и плотность распределения дендритов с обеих сторон листа одинаковы и не отличимы от таковых в кутикуле листа длиной 23—24 мм (табл. II, *ж*).

Заключение

Уже в апикальной меристеме побега *Astragalus surchanensis* на поверхности наружного слоя клеток обнаруживается тонкий кутикулярный покров. В это время он имеет вид гомогенной пленки, в которой нет никаких структур. К моменту образования протодермы зачаточного листа под кутикулой возникает электронноплотная прослойка. По всей вероятности, она состоит из пектиновых веществ. Наличие пектиновой прослойки под кутикулой (у сформировавшихся листьев) отмечалось многими авторами (Orgell, 1955; Scott et al., 1958; Baker, Martin, 1963; Norris, Bukovac, 1968; Wilson, Sterling, 1976). По мере дальнейшего развития листа этот электронноплотный слой образует клиновидные выросты, которые постепенно внедряются в кутикулу. Они представляют собой зачатки дендритов. С увеличением толщины кутикулы зачатки дендритов удлиняются и сформировавшаяся кутикула оказывается почти целиком пронизанной ими. Дендриты отсутствуют лишь в самом наружном ее слое.

У молодого листа длиной 3—4 мм кутикула толще с абаксиальной стороны. Затем отложение кутина происходит более интенсивно на адаксиальной стороне листовой пластинки. У листа, заканчивающего рост, она одинакова по толщине с обеих сторон, а у полностью сформировавшегося листа кутикула толще с адаксиальной стороны. Описанное явление, по-видимому, можно объяснить следующим образом. Молодой лист астрагала сложен пополам вдоль центральной жилки так, что его абаксиальная сторона оказывается обращенной наружу, а адаксиальная внутрь. Именно в этот период кутикула абаксиальной стороны листовой пластинки бывает развита сильнее. Затем лист разворачивается и начинается более интенсивное отложение кутикулы с адаксиальной стороны. Известно, что у ксерофитов кутикула обычно развита сильнее, чем у мезофитов, так как повышенная освещенность и сухость воздуха способствуют более интенсивному выделению кутина (эти же факторы оказывают влияние и на формирование кутикулы развивающегося листа).

Предшественник основного вещества кутикулы — прокутин — выделяется на поверхность листа через наружные стенки клеток эпидермы. Однако механизм и пути его секреции не ясны. Мы наблюдали между клеточной стенкой и плазмалеммой электронноплотные включения округлой формы, сходные с липидными каплями, встречающимися повсеместно в цитоплазме. Осмиофильные капли в периплазме появляются на ранней стадии развития листа и затем наблюдаются на всех стадиях. Особенно их много у листа длиной 19—23 мм. Возможно, что в этих каплях содержатся предшественники кутина.

Относительно механизма секреции последних в периплазматическое пространство можно высказать лишь некоторые предположения.

Наиболее распространенным в настоящее время является мнение о мономолекулярной форме секреции липофильных веществ через плазмалемму (Schnepf, 1965; Kroh, 1967; Barckhausen, Rosenstock, 1973). Однако Фан и Бенаюн (Fahn, Benayoun, 1976) описали выход капель смолы из протопласта у молодых проростков *Pinus halepensis* путем окружения их инвагинациями плазмалеммы. Кро (Kroh, 1967) наблюдала в некоторых случаях секреторные капли в целлюлозной части клеточной стенки рыльца *Petunia hybrida*.

Липидные капли в эпидермальных клетках листа астрагала довольно часто располагаются в непосредственной близости от плазмалеммы, но мы не наблюдали картины охвата ею липидных капель, находящихся еще в цитоплазме. Не удалось нам обнаружить капли прокутина и в стенках эпидермальных клеток листа. И хотя нельзя исключить возможность секреции прокутина через плазмалемму в виде капель, еще нет достаточных данных в пользу такой точки зрения. Капли могут образоваться уже за плазмалеммой из скапливающихся в периплазматическом пространстве предшественников кутина, секретируемых в форме мономолекул. Кроме того, необходимо химически идентифицировать капельные скопления осмиофильных веществ за плазмалеммой и в цитоплазме, чтобы уверенно говорить о прокутине.

В процессе дифференциации эпидермы наблюдаются весьма существенные изменения активности и степени развития различных органелл. Так, во время утолщения клеточных оболочек интенсивно функционирует аппарат Гольджи. От его цистерн отчленяется большое количество пузырьков. Как известно, аппарат Гольджи принимает участие в биосинтезе и секреции полисахаридов, которые идут на построение матрикса клеточной оболочки (Pickett-Heaps, 1967, 1968; Schnepf, 1969; Roland, 1973; Данилова, 1974; Northcote, 1974, и др.). По некоторым данным (Schnepf, 1964; Мирославов, Жигар, 1973; Кравкина, 1976), дендриты тоже состоят из полисахаридов типа пектинов. Полисахаридная природа веществ, входящих в состав дендритов, подтверждается и гистохимическими исследованиями (реакция Тиери — данные Даниловой и др., 1976).

Следовательно, можно предположить, что аппарат Гольджи является одной из органелл, принимающих участие в формировании дендритов, образующих хорошо развитую сеть в кутикуле листа астрагала.

Привлекают внимание изменения, происходящие в эндоплазматическом ретикулуме во время развития листа, поскольку хорошо известно, что одной из основных его функций является синтез липидов (Porter, 1961; Васильев, 1966; Фрей-Висслинг, 1976), т. е. веществ, из которых в основном состоит кутикула. В эпидермальных клетках листа *A. surchanensis* длиной 7—8 мм наблюдается резкое увеличение элементов агранулярного ретикулума. Цистерны его имеются в клетках туники конуса нарастания, протодерме и эпидерме всех исследованных листьев астрагала.

О'Брайен (O'Brien, 1967), исследуя тонкую структуру эпидермальных клеток колеоптиля овса, предположил, что наблюдаемые в их гиалоплазме осмиофильные капли являются предшественниками кутикулы. Эти липидные капли структурно связаны с цистернами гранулярного и агранулярного ретикулума. Синтез липидов в животных клетках также бывает приурочен к агранулярному эндоплазматическому ретикулуму (Long, Jones, 1967; Davis, Broadus, 1969).

У листа длиной 9—10 мм клетки эпидермы образуют папиллы. Как известно, у молодых листьев обычно возникают складки кутикулы, которые по мере роста листа постепенно расправляются. В данном случае напрашивается предположение, что запас кутикулы, который мог образоваться при сильном развитии агранулярного эндоплазматического ретикулума, равномерно распределился благодаря увеличению поверхности эпидермальных клеток при их вытягивании в виде папилл.

Таким образом, можно предположить, что агранулярный эндоплазматический ретикулум принимает участие в синтезе кутикулы. Не исключена, однако, и другая точка зрения. Имеются данные о том, что вещества липидных капель синтезируются непосредственно в гиалоплазме (Белицер и др., 1972; Rest, Vaughan, 1972; Mazliak, 1973). Липидные капли различных размеров и плотности мы наблюдали в гиалоплазме клеток поверхностного слоя апикальной меристемы, протодерме и эпидерме листа астрагала. В период наиболее интенсивного увеличения толщины кутикулы (лист длиной 10—20 мм, см. рисунок, *д—е*) в гиалоплазме наблюдалось особенно много очень крупных (порядка 2—3 мкм в диаметре) липидных капель, располагающихся часто в непосредственной близости от плазмалеммы. Это дает основание полагать, что биосинтез основного вещества кутикулы может происходить и в гиалоплазме.

Приношу сердечную благодарность Е. А. Мирославову за руководство работой; М. Ф. Даниловой, А. Е. Васильеву и Ю. В. Гамалею за ценные советы и замечания; Е. М. Бармичевой за помощь и постоянное внимание при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Белицер Н. В., Г. Г. Мартин, О. М. Недуха. (1972). Ультраструктурный анализ онтогенеза липидных глобул в клетках высших растений. Укр. бот. ж., 29, 1. — Васильев А. Е. (1966). Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. Растит. ресурсы., 2, 3. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Данилова М. Ф., Е. М. Бармичева. (1977). О возможном участии эндоплазматического ретикулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (сем. *Hydrocharitaceae*). Бот. ж., 62, 2. — Данилова М. Ф., Е. М. Бармичева, И. М. Кравкина. (1976). Гистохимические исследования полисахаридов в связи с формированием оболочки растительной клетки. Методы подготовки сложных объектов и анализ электронномикроскопических изображений. Симп., тез. докл. Петрозаводск. — Кравкина И. М. (1976). Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях. Бот. ж., 61, 10. — Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Мирославов Е. А., М. П. Жигар. (1973). Электронномикроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. Бот. ж., 58, 10. — Фрей-Висслинг А. (1976). Сравнительная органеллография цитоплазмы. —

Anderson D. B. (1934). The distribution of cutin in the outer epidermal wall of *Clivia nobilis*. Ohio J. Sci., 34 : 9. — Baker E. A., J. T. Martin. (1963). Cutin of plant cuticles. Nature, 4900, 199. — Bancher E., J. Hölzl, J. Klima. (1960). Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutikula der Zwiebelschuppe von *Allium cepa*. Protoplasma, 52, 2. — Barckhausen R., G. Rosenstock. (1973). Feinstrukturelle Beobachtungen zur traumatogenen Suberinisierung beim Knollenparenchym von *Solanum tuberosum* L. Zeitschr. Pflanzenph., 69, 3. — Bolliger R. (1959). Entwicklung und Struktur der Epidermisaussenwand bei einigen Angiospermenblättern. J. Ultrastructure Res., 3, 1. — Chafe S. C., A. B. Wardrop. (1973). Fine structural observations on the epidermis. II. The cuticle. Planta, 109, 1. — Davis J., C. D. Broadus. (1969). Studies on the fine structure of ovarian steroid-secreting cells in the rabbit. I. The normal interstitial cells. Amer. J. Anat., 123, 3. — Fahn A., J. Benayoun. (1976). Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis* development, possible sites of resin synthesis and mode of its elimination from the protoplast. Ann. Bot., 40 : 857. — Frey-Wyssling A. (1959). Die pflanzliche Zellwand. — Fritz F. (1937). Untersuchungen über die Kutinisierung der Zellmembranen und der rhytmische Verlauf dieser Vorgänge. Planta, 26 : 693. — Jarvis L. R., A. B. Wardrop. (1974). The development of the cuticle in *Phormium tenax*. Planta, 119, 2. — Kolattukudy P. E. (1970). Cutin Biosynthesis in *Vicia faba* leaves. Plant Physiol., 46, 5. — Kroh M. (1967). Bildung und Transport des Narbensekrets von *Petunia hybrida*. Planta, 77, 3. — Lee B., J. H. Priestley. (1924). The plant cuticle. I. Its structure, distribution and function. Ann. Bot., 38, 151. — Long J. A., A. L. Jones. (1967). The fine structure of the adrenal cortex of the opossum. Amer. J. Anat., 120, 3. — Maier U. (1968). Dendritenartige strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum*. Protoplasma, 65, 1—2. — Martin J. T., B. E. Juniper. (1970). The cuticles of plants. — Mazliak P. (1973). Lipid metabolism in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 24 : 287. — Norris R. F., M. J. Bukovac. (1968). Structure of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. Amer. J. Bot., 55, 8. — Northcote D. H. (1974). Complex envelope system membrane systems of plant cells. Philos. Transact. R. Soc. Lond., B 268, 891. — O'Brien T. P. (1967). Observations of the fine structure of the oat coleoptile. I. The epidermal cells of the extreme apex. Protoplasma, 63, 4. — Orgell W. (1955). The isolation of plant cuticle with pectic enzymes. Plant Physiol., 30, 1—2. — Pickett-Heaps J. D. (1967). Preliminary attempts at ultrastructural polysaccharide localization in root tip cells. J. Histochem. Cytochem., 15, 8. — Pickett-Heaps J. D. (1968). Further ultrastructural observations on polysaccharide localization in plant cells. J. Cell. Sci., 3, 1. — Porter K. R. (1961). The endoplasmic reticulum: some current interpretations of its forms and function. In: Biological structure and function. N. Y.—L. — Rest J. A., J. G. Vaughan. (1972). The development of protein and oil bodies in the seed of *Sinapis alba* L. Planta, 105, 3. — Roland J. C. (1973). The relationship between the plasmalemma and plant cell wall. Intern. Rev. Cytol., 36. — Schnepf E. (1964). Über Zellwandstrukturen bei den Köpfchendrüsen der Schuppenblätter von *Lathraea clandestina* L. Planta, 60, 5. — Schnepf E. (1965). Morphologie der Duftölausscheidung bei *Typhonium divaricatum (Araceae)*. Planta, 66 4. — Schnepf E. (1969). Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia, 8. — Scott F. M., K. C. Hammer, E. Baker, E. Bowler. (1958). Electron microscope studies of the epidermis of *Allium cepa*. Amer. J. Bot., 45, 6. — Sitte P., R. Rennier. (1963). Untersuchungen an cuticularen Zellwandschichichten. Planta, 60, 1. — Wilson L. A., C. Sterling. (1976). Studies on the cuticle of tomato fruit. I. Fine structure of the cuticle. Zeitschr. Pflanzenph., 77, 4. — Ziegenspeck H. von. (1928). Über das Ergußwachstum des Kutins bei *Aloe*-Arten. Bot. archiv, 21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 X 1976.

SUMMARY

Electron microscopic investigation of leaf cuticle formation during the process of its development has been carried out. Already in the apical meristem of the shoot a thin cuticular cover is found above the surface cell layer. Dendrite-like structures appear in the cuticle at the stage of protoderm. At first they have the form of wedges formed from the pectin layer located under the cuticle. Then, as the leaf develops, they elongate and gradually intrude into the cuticle. Almost the whole mature cuticle is pierced with these structures. The changes taking place in the structure of protoderm and epiderm cells are traced. The problem of participation of cell organells in the cuticle biosynthesis is discussed.

УДК 576.1 : 581.9 (22) (571.53+571.54)

В. Н. Сипливинский

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФЛОРЫ УШКАНЬИХ ОСТРОВОВ (ОЗ. БАЙКАЛ)

V. N. SIPLIVINSKY. THE ORIGIN OF THE USHKAN ISLANDS FLORA (LAKE BAIKAL)

Флористический анализ обнаруживает ряд отличий флоры островов от таковой на побережьях Байкала, а именно: эндемизм, реликтовость, наличие редких видов, отсутствие многих обычных на Байкале растений; ряд особенностей степной и лесной растительности на островах не имеет аналогов на побережьях. Это не согласуется с гипотезой В. Н. Сукачева и В. В. Ламакина (1952) о заносе с берегов семян и спор на поднявшиеся из-под воды острова. Сопоставление результатов флористического анализа с палеогеографическими данными убеждает, что на островах представлен фрагмент флоры перешейка, сравнительно недавно погрузившегося под воду.

Ушканьи острова известны как уникальный природный комплекс с редким сочетанием географических факторов, загадочной историей, противоречивым геоморфологическим строением и в высшей степени своеобразными проявлениями жизни как на самих островах, так и в омывающих их водах. Этим объясняется интерес к островам различных специалистов — географов, геологов, биологов, благодаря чему острова на нынешний день — самый изученный район Прибайкалья. Научные публикации об островах завершаются монографией «Природа Ушканьих островов на Байкале» (М., 1969), выпущенной в свет Лимнологическим институтом Сибирского отделения АН СССР. Этот труд является плодом семилетней работы десяти исследователей и содержит данные, полнота и обилие которых оставляют очень хорошее впечатление. Сказанное относится и к ботанической статье сборника, написанной М. М. Ивановой (1969). Однако напрасно читатель в этой или других статьях монографии будет искать какой-нибудь целостной концепции о происхождении островов, становлении их фауны и флоры. Авторы монографии, собрав огромный фактический материал, к сожалению, не обобщили его надлежащим образом. По-видимому, их вполне удовлетворила гипотеза В. Н. Сукачева и В. В. Ламакина (1952) о том, что острова, появившиеся в середине антропогена из-под воды, были заселены животными и растениями заносного происхождения. Однако ряд особенностей их флоры и растительности не согласуется с этой гипотезой; такой вывод я сделал, предприняв летом 1971 г. поездку на острова. Наблюдения, сделанные там, и обработка собранного гербария легли в основу предлагаемой статьи.

В настоящее время на Ушканьих островах известно 304 вида высших растений.[1] Поскольку суммарная площадь островов составляет только 7.52 км^2 (Ескин и др., 1959), совершенно очевидно, что это — наиболее богатый флористически район Прибайкалья. Достаточно отметить, что втрое больший по площади бассейн р. Шумилиха (Баргузинский заповедник), состоящий из лесного и высокогорного поясов, населяют около 200 видов; огромную (150 тыс. га) площадь гольцов того же заповедника — не более 350 видов; вся флора степей Баргузинской котловины состоит из 157 видов (Сергиевская, 1951). При этом Ушканьи острова не имеют высотной поясности, речных долин, водоемов, болот и многих других, характерных для Прибайкалья типов местообитаний.

---

[1] Обработка собранной мною на островах коллекции добавила к 283 видам флоры островов, указанным у Ивановой (1969), еще 8. Кроме того, В. В. Бусик (Попов, Бусик, 1966) привела для островов еще 24 вида, частью собранных Ивановой, о которых последняя не упоминает. Из них 13 видов, наличие которых подтвердилось моими наблюдениями, я также добавил к списку.

Число семейств, составляющих флору островов, равно 54, а, например, в Баргузинском заповеднике их 68; разница в 14 семейств не покажется значительной, если учесть громадное различие в размерах территорий. Сопоставление крупнейших по числу видов семейств в обеих флорах (табл. 1) показывает, что основная роль в их сложении принадлежит одним и тем же семействам. Правда, на Баргузинском хребте относительно выше роль *Cyperaceae* и *Saxifragaceae*, что объясняется наличием высокогорий. В остальном участие семейств в обеих флорах, их удельный вес (выраженный в процентах) одинаковы или почти одинаковы. Мы вправе, следовательно, искать на Ушканьих островах те же закономерности в формировании флоры, что и на Баргузине.

ТАБЛИЦА 1

Наиболее крупные семейства во флорах Ушканьих островов и Баргузинского заповедника

Ушканьи острова			Баргузинский заповедник		
семейство	число видов	% от всей флоры	семейство	число видов	% от всей флоры
Poaceae	31	10	*Cyperaceae*	54	9
Asteraceae	30	10	*Poaceae*	52	9
Rosaceae	21	7	*Asteraceae*	48	8
Cyperaceae	16	5	*Rosaceae*	34	6
Ranunculaceae	14	5	*Ranunculaceae*	34	6
Fabaceae	14	5	*Salicaceae*	29	5
Salicaceae	12	4	*Fabaceae*	25	4
Brassicaceae	12	4	*Saxifragaceae*	25	4
Apiaceae	12	4	*Brassicaceae*	21	4

Примечание. Численность флоры Баргузинского заповедника оценивается в 600 видов (Каплин, 1962; Сипливинский, 1967; включая находки последних лет).

Общее число родов, слагающих флору Ушканьих островов, равно 170. Из них 106 родов, т. е. почти две трети, представлены одним видом, даже такие роды, как *Anemone*, *Cerastium*, *Ranunculus*, *Ribes* и *Rumex*, насчитывающие в Прибайкалье много видов. Во флоре также малочисленны *Crepis*, *Draba*, *Saussurea*, *Stellaria* и *Vicia*, представленные всего парой видов, хотя на Байкале эти роды — из числа крупнейших и насчитывают каждый более десяти видов. Подобная картина весьма характерна для островных флор, существующих длительное время, на протяжении которого они испытывают не восполняемую потерю флористических элементов (Шафер, 1956). Показательно, что на островах нет представителей таких обычных по обоим берегам Байкала родов, как *Senecio*, *Cirsium*, *Linaria*, *Sambucus*, *Dasiphora*, между тем как для их обитания на островах есть все условия. В то же время на островах произрастают редчайшие в Прибайкалье *Asplenium*, *Corallorhiza*, *Epipactis*, *Hypopitys*, *Lysiella*. Роды *Alnus* и *Artemisia* растут на островах вместе со своими паразитами *Boschniakia* и *Orobanche*. Лесная флора островов представлена весьма полно: кроме лиственницы, сосны, кедра, пихты, ели, кедрового стланика и можжевельника сибирского, здесь растут виды *Vaccinium*, *Luzula*, *Lycopodium*, *Pyrola*, *Ramischia*, *Rubus*, *Rhododendron*, *Adoxa*, *Arctostaphylos*, *Atragene* и многих других характерных родов лесной зоны Сибири. Не менее полно представлена на островах степная флора: *Fes-*

tuca, *Stipa*, *Koeleria*, *Alyssum*, *Helectotrichon*, *Ephedra*, *Potentilla* и другие роды, не говоря уже об *Artemisia* — одном из крупнейших на островах роде, и о высоком проценте степняков среди злаков и осок.

Все сказанное заставляет признать относительное флористическое богатство Ушканьих островов и наличие таких особенностей, которые позволяют предположить органичность состава флоры и ее продолжительное существование.

Другая особенность флоры Ушканьих островов состоит в наличии молодого эндемизма. Я считаю острова местами консервации флористических элементов, продолжающих эволюционировать на материке; с этой точки зрения островной эндемизм имеет реликтовую природу (Кривохижин, Сипливинский, 1974). Лиственница Ушканьих островов настолько своеобразна, что для нее предлагалось видовое название *Larix uszkanensis* Sukacz. Несомненно, морфологические особенности этой лиственницы (Сукачев, Ламакин, 1952) — результат длительного изолированного существования ее на островах. То же самое можно утверждать относительно березы островов, описанной В. Н. Васильевым (1970) как новый, притом несомненно древний по ряду признаков вид *Betula insularis* V. Vassil. Чистотел *Chelidonium grandiflorum* DC. на островах имеет выраженные признаки самостоятельной географической расы. Кизильник *Cotoneaster uniflora*[2] с Ушканьих островов намечен А. И. Поярковой к описанию в качестве самостоятельного вида *C. tjuliniae* Pojark. (Иванова, 1969 : 163). Особым и притом весьма своеобразным видом является крупноцветковая герань — рослое массовое лесное растение на островах, она описана как *Geranium coeruleum* var. *uskanense* M. Pop. (Попов, Бусик, 1966 : 213). Тимьян, растущий на островах, описан М. В. Клоковым (1954 : 526) как эндемичный вид *Thymus eubaicalensis*. В качестве особой разновидности, свойственной только островам, описан горец *Polygonum ajanense* var. *glabrum* M. Pop. (Попов, Бусик, 1966 : 215).

Таким образом, семь представителей островной флоры (2.3% состава) являются эндемиками, которые могли сформироваться лишь при продолжительном, вполне изолированном существовании островов. Наличие эндемизма, на мой взгляд, — существенный довод против гипотезы о постепенном заносе спор и семян на острова. Если бы это было так, процесс заноса продолжался бы в течение всего времени существования островов (раз мы не можем указать причины, вследствие которой прекратился занос), а это вело бы к панмиктическому выравниванию популяций; чего-то отличного от видов, обитающих по берегам озера, не могло бы сохраниться. Этот вывод кажется мне тем более справедливым, что и горец, и тимьян, и чистотел, и отчасти кизильник, — растения открытых местообитаний, и я совершенно не представляю себе причины, по которой семена указанных растений с побережий озера, будучи занесенными на острова, не смогли бы прижиться.

Ушканьи острова являются местом обитания многих эндемиков флоры Прибайкалья. В одной из работ (Егорова, Сипливинский, 1970) уже сообщалось об *Agropyron cristatum* ssp. *baicalense* Egor. et Sipl. — древней расе *A. cristatum*, сохранившейся на Байкале в условиях пространственной изоляции. И если на о. Ольхон ssp. *baicalense* в настоящее время в результате гибридизации поглощается типическим подвидом, широко распространенным в степных сообществах этого острова, то на Ушканьих островах, наоборот, ssp. *baicalense* процветает, заполняя экологическую нишу житняков в составе островных степей, а типического подвида здесь нет совсем. Аналогично этому в лиственничниках островов массово произрастает *Vicia nervata* Sipl., сохранившийся на Байкальском хребте и п-ве Святой Нос только в единичных, притом совершенно изолированных местообитаниях. Из этих фактов, мне думается, можно сделать только один вывод: флора островов в настоящее время изолирована, она сформировалась в иную, не в современную эпоху. Об этом же свидетельствует наличие во флоре островов реликтов дальневосточной флоры *Populus davidiana* и *Majanthemum intermedium* Worosch. Оба вида являются массовыми и занимают здесь экологическую нишу, которую в ценозах побережий заполняют *P. tremula* и *M. bifolium*, отсутствующие на островах. Реликтовыми по существу являются на островах *Orchis cruenta*, *Carex alba*, *Luzula pilosa*, *Fragaria vesca*, имеющие здесь восточную границу распространения; редкость и фрагментарность произрастания этих видов на западном побережье Байкала свидетельствуют о существенном отличии современной ландшафтно-географической ситуации от той, которая обусловила их проникновение на острова.

---

[2] Здесь и ниже авторы при названиях видов, понимаемых согласно «Флоре СССР», опущены.

По той роли, которую отдельные виды флоры играют в образовании растительного покрова, растения Ушканьих островов можно разделить на несколько экологических групп (табл. 2). Необходимо уточнить, что эти группы не являются флорогенетическими, поскольку задача исследовать их происхождение не ставилась.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение экологических групп во флоре Ушканьих островов

Экологическая группа видов	Число видов	В процентах от всей флоры
Лесная	101	33
Луговая	47	16
Степная	58	19
Петрофильно-степная	13	5
Скальная	28	9
Литоральная	44	14
Сорняки	13	4
Всего	304	100

Крупнейшей группой флоры является лесная. Выше отмечалось, что на островах есть почти все хвойные лесообразующие породы Прибайкалья, но леса слагают только лиственница сибирская и сосна, в древостоях которых велика доля березы и осины. Прочие хвойные породы и тополь не образуют ни одного выдела и, по-видимому, полное развитие с нормальным семенным возобновлением не происходит. Эти породы на островах малочисленны и растут главным образом по берегам, что указывает на их чуждость растительности островов. Существующие на Ушканчиках (так называются в отличие от о. Большой Ушканий три остальных, маленьких острова архипелага) молодые экземпляры кедра наверняка выросли из орехов, занесенных кедровками или охотниками-нерповщиками. В отношении пихты и ели возможно предположить занос птицами, например, клестами. Однако возникает вопрос: всегда ли было так, не является ли нынешняя картина лесной растительности временной, не одна ли это из фаз восстановления нарушенного климакса? Пожары, например, полностью меняют соотношение пород в пользу сосны и лиственницы и в ущерб более чувствительным к огню темнохвойным породам (Реймерс, Малышев, 1963). В какой-то мере это явление свойственно и Ушканьим островам, где попадаются обугленные пни, а в почвенных разрезах присутствуют угли под подстилкой (Шимараева, 1969 : 57, 75). В то же время такие признаки, как крупные, можно сказать, гигантские размеры муравейников, разбросанных по Большому Ушканьему острову, развитая (2—3 см) подстилка, мощный кустарниковый ярус и многовидовой напочвенный покров в лиственничниках, наконец, долголетние экземпляры лиственниц — до 300 лет (Сукачев, Поплавская, 1914), — все это свидетельствует о том, что лиственничники горели достаточно давно;

однако в них нет и признака сколько-нибудь заметного восстановления темнохвойных пород. Его не было и тогда, когда Лебедев по заданию И. Г. Георги (1775) составлял первое описание островов: из скупых строчек этого автора можно заключить, что лесная растительность на островах ничем не отличалась от современной. Да и тот факт, что пихта, ель, кедр и кедровый стланик не плодоносят на островах, свидетельствует о климатических причинах выпадения этих пород из лесной растительности островов. Давно отмечено охлаждающее влияние озера на отдельные участки побережья (Сукачев, Поплавская, 1914), следствием чего является отсутствие или малая численность на побережье темнохвойных пород, произрастающих нередко лишь в нескольких километрах от озера. Это явление должно быть еще резче выражено на островах; не случайно на Западном и Восточном Ушканчиках в лиственничниках, в напочвенном покрове преобладает шикша *Empetrum sibiricum*. Именно эту особенность лиственничников указывает Л. Н. Тюлина (1954) для наиболее суровых в климатическом отношении участков северо-восточного побережья Байкала.

Кустарниковый ярус в лесах Ушканьих островов отличается значительной (0.7—0.8) полнотой и слагается 17 видами — число, довольно значительное для северных районов горной тайги, но вполне нормальное для ее южной подзоны. На островах растут такие широко распространенные таежные кустарники, как *Salix abscondita*, *S. livida*, *S. xerophila*, *Sorbus sibirica*, *Rubus sachalinensis*, *Rosa acicularis*, *Lonicera turczaninovii*; сюда же следует отнести лиану *Atragene sibirica*. Эти растения почти в равной степени встречаются в светлохвойных и в темнохвойных лесах, но более тяготеют к последним. В то же время подлесок островов включает *Juniperus sibirica* Hedl., *Alnus fruticosa*, *Spiraea media*, *Cotoneaster melanocarpa*, *C. uniflora*, *Rhododendron dahuricum* — виды, заведомо свойственные южным сосновым и лиственничным лесам или тяготеющие к ним, отличающиеся в этих лесах высоким обилием и пышным развитием. Так, например, последний из перечисленных видов, даурский рододендрон, является обычнейшим растением в сосняках котловин северного Прибайкалья, и только на северо-восточном побережье Байкала, где таежный пояс темнохвойной тайги в плейстоцене не распадался полностью, распространение этого вида весьма прерывисто: он сохранился в немногих, явно реликтовых местообитаниях. Состав видов подлеска, следовательно, обнаруживает определенную южнотаежную тенденцию и подтверждает ландшафтно-географическую целостность флоры островов.

Травяно-кустарничковый ярус в лесах Ушканьих островов слагают 74 вида растений, непременных участников лесных ассоциаций. Преобладают злаки (5 видов), осоки (4), орхидные (6), бобовые (5), сложноцветные (9 видов). Ничего подобного нет ни на западном, ни на восточном побережьях Байкала. Достаточно сказать, что для всех лиственничников северо-восточного Прибайкалья (Тюлина, 1954) не указывается и половины того количества видов, которое есть на значительно меньшей площади островов, занятой лиственницей, а если сравнить лиственничники Ушканьих островов с наиболее близкой им по набору синузий группой рододендроновых и ольховых лиственничников (Тюлина, 1954), то флористическая бедность последних выступает еще резче. Это различие будет еще контрастнее, если, оставив в стороне такие «традиционные» таежные виды, как *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и т. п., сравнить видовой состав травянистых растений в лиственничниках островов и побережий. Можно подумать, что Ушканьи острова вобрали в себя все разнообразие травяной флоры лиственничников Прибайкалья, настолько пышно она представлена на островах и настолько скудно в лиственничных лесах побережий. Действительно, при посещении островов (см. также Иванова, 1969 : 104—127) обращает на себя внимание высокое обилие таких видов, как *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel., *Zygadenus sibiricus*, *Pulsatilla multifida*, *Thesium repens*, *Vicia nervata*, *Campanula turczaninovii*, *Euphorbia discolor*. Обычно эти виды либо очень редки в составе байкальских лесных сообществ, либо в них отсутствуют. А на Ушканьих островах под лиственничным пологом они растут в изобилии, играют активную ценозообразующую роль. Это производит впечатление какой-то заповедности (что, кстати, характерно для островов вообще), консервации фитоценотических особенностей, уже не существующих на побережьях. Отчасти с этим же связано наличие и активная роль в травяном покрове островов лесных видов: *Brachypodium pinnatum*, *Carex ericetorum*, *Fragaria vesca*, *Trifolium lupinaster*, *Astragalus membranaceus*, *Viola uniflora*, *Dendranthema zawadskii*, *Scorzonera radiata*, *Saussurea controversa*, *Crepis sibirica*. По отношению к таежной зоне это все виды «южные», они отсутствуют на ее севере и, наоборот, весьма обычны у южного предела тайги. Отсюда и почти избирательное отношение этих видов к светлохвойным лесам. В то же время на островах относительно мало видов, которые характерны для собственно таежных темнохвойных лесов: *Bergenia crassifolia*, *Aegopodium alpestre*, *Adoxa moschatellina*, *Hypopitys monotropa*. В основном представлены такие виды, как *Lycopodium annotinum* и *Pyrola incarnata*, которые в одинаковой степени свойственны и темнохвойным и светлохвойным лесам. Вместе с тем на островах отсутствуют многие достаточно характерные и обычные виды темнохвойной тайги побережий, такие как *Moneses uniflora*, *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella* и многие другие, отсутствуют даже банальные *Equisetum sylvaticum* и *Lycopodium clavatum*. Все это говорит о том, что лесная группа на островах характеризуется более слабыми бореально-таежными и более выраженными южно-таежными (иначе — лесостепными, но в забайкальском смысле) флористическими чертами; это и придает ей налет реликтовости, поскольку в десяти километрах восточнее, на северо-восточном берегу Байкала, ничего подобного нет.

К группе лесных видов тесно примыкает генетически связанная с нею группа луговых (правильнее сказать — лесолуговых) видов (табл. 2). Эти растения, символом которых можно назвать иван-чай *Chamaenerion angustifolium*, не обнаруживают тесной связи с какой-либо из лесных ассоциаций, но бывают во множестве рассеяны по опушкам, полянам, руслам таежных речек, обрывистым склонам и тому подобным местообитаниям, которых на Ушканьих островах нет или очень мало. Этим объясняется сравнительная малочисленность группы (47 видов) и преимущественное обитание ее видов по периферии островов, на влажных участках в тылу литоральной полосы. Семь видов вообще найдены в одном месте: *Agrostis trinii*, *Polygonum bistorta*, *Trollius asiaticus*, *Geranium pratense*, *Carum carvi*, *Pedicularis venusta*, *Achillea asiatica*. Относительно них правомерно предположить как недавний занос человеком, так и то, что их обитание является остаточным. Последнее более вероятно; поскольку каждый из названных видов найден лишь однажды, для Ушканьих островов, строго говоря, характерно не наличие этих видов, а скорее их отсутствие. И это весьма показательно, если учесть, что данные виды — из самых массовых в Прибайкалье. Следовательно, и для очень распространенного вида попасть на остров — еще не означает обрести «гражданство» в его флоре. Возможно, что *Trollius asiaticus* и *Pedicularis venusta* на островах уже не существуют; я искал их там, где обнаружила Иванова, и не нашел. Из остальных видов *Poa pratensis*, *Lilium pilosiusculum* Miscz., *Aconitum excelsum*, *Archangelica decurrens*, *Heracleum dissectum*, *Tanacetum vulgare* чаще встречаются в разнотравных типах леса, местами они обильны и более распространены по всем островам.

Второй по численности во флоре островов является группа степных видов (табл. 2), в которой наиболее представлены злаки (10 видов), осоки (5), лапчатки (4), астрагалы (3), полыни (6 видов). В эту группу вошли виды, история которых неотделима от таковой степной растительности. То, что на островах среди Байкала подобных видов оказалось 58 — факт сам по себе замечательный, особенно если учесть, что площадь степных сообществ едва превышает 0.5 км^2. При сравнении их перечня с геоботаническими описаниями (Иванова, 1969 : 127—134) выясняется, что степные сообщества островов представляют собой варианты двух формаций: житняковых и ковыльных разнотравно-злаковых степей. Такие степи есть на о. Ольхон и прилежащем к нему Маломорском побережье (Тихомиров, 1927), а также в Баргузинской котловине восточнее озера (Сергиевская, 1951). На п-ве Святой Нос и Баргузинском побережье таких степей нет, но весьма близкие фрагменты ассоциаций есть на маленьких островках Чивыркуйского залива. И подавляющее большинство степных видов списка зарегистрировано как на восточном, так и на западном берегах Байкала, нередко далеко от озера. Это заставляет признать полное соответствие степей островов особенностям растительного покрова данной широты. В то же время 10 видов имеют на островах границу своего ареала, восточную — *Astragalus austrosibiricus*, *Linum brevisepalum*, *Androsace lactiflora*, *Veronica krylovii*, *Artemisia vulgaris*, *Scorzonera austriaca*, *Hieracium virosum*, и западную — *Polygonum divaricatum*, *Artemisia santolinifolia*, *Heteropappus hispidus*. Местообитания этих видов на островах нередко самые восточные или самые западные по отношению к остальным частям их ареалов. Любопытно, что эти данные перекликаются с аналогичными фактами по лесным видам (см. выше). И те, и другие согласно показывают, что флористические связи с западным побережьем Байкала у обеих групп более отчетливы. Так, например, *Polygala tenuifolia* распространен от Алтая до Амура, но на Байкале растет только в районе Малого Моря, на о. Ольхон и Ушканьих островах. Так же обстоит дело с *Chenopodium aristatum* и некоторыми другими видами. Степные связи, следовательно, сильнее с западным берегом, чем с восточным — это хорошо согласуется с климатическими данными (Выхристюк, 1969), по которым климат островов — аналог западного побережья, но не соответствует современной географической ситуации — до восточного берега вчетверо ближе, чем до западного. Поэтому более вероятно, что установление этих флористических связей принадлежит прошлому островов, а не их настоящему; если бы нахождение видов на островах только зависело бы от заноса семян, нам пришлось бы допустить, что растения с западного побережья в силу каких-то обстоятельств обладают повышенной способностью к проникновению на острова. Но такое предположение всегда будет сомнительным: почему же на островах не представлены такие обычные, поистине повсеместные горностепные виды побережий (например, из крестоцветных), как *Ptilotrichum elongatum*, *Dontostemon integrifolius*, *Erisimum flavum* (Georgi) Bobr., *Smelovskia alba* и другие? Число таких примеров легко увеличить. По сравнению с названными у обитающих на островах других видов крестоцветных, нередко гораздо менее распространенных в Прибайкалье, нет решительно никаких преимуществ экологического характера, включая анемохорию, которые обеспечили бы им проникновение на острова.

Надо отметить, что в ботанике «нет» зачастую бывает не менее выразительным, чем «да», если они одинаково достоверны. Иными словами, отсутствующие виды, когда их отсутствие доказано, говорят о флоре так же много, как и виды, во флоре обнаруженные. Если сравнить список степной флоры островов с таковым для Баргузинской котловины (Сергиевская, 1951), то оказывается, что на островах нет *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Stellaria cherleriae*, *Hypecoum erectum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Astragalus laguroides*, *Oxytropis oxyphylla*, *Carum buriaticum*, *Linaria buriatica*, *Cymbaria dahurica*. В целом же степные сообщества островов флористически явно богаче баргузинских. Перечисленные виды широко распространены в разнотравно-злаковых дауро-монгольских степях Забайкалья, довольно обычны на о. Ольхон, по Маломорскому побережью и севернее. Их отсутствие на Ушканьих островах, по-видимому, можно объяснить только тем, что они остались в стороне от миграционной волны, которая принесла эти виды в район Малого Моря. Действительно, все степные виды островов, исключая байкальские эндемы — сибирские растения, весьма обычные в степных ландшафтах южной Сибири и северной (сибирской по физико-географическим условиям) Монголии. Они попали на острова до того, как дауро-монгольское флористическое влияние сказалось на степях Прибайкалья. Степи, следовательно, уже были до этого в Прибайкалье, и Ушканьи острова — один из рефугиумов степной растительности того периода. Точное время проникновения дауро-монгольских видов в Прибайкалье пока не известно. Возможно, это произошло в последнюю эпоху широкого распространения степных ландшафтов в северном Забайкалье; для нее есть определения абсолютного возраста (2000—2500 лет) костей степных животных — сусликов и сурков — из верхнего слоя донных отложений ныне лесных озер Духовое и Котокель (средняя часть восточного побережья Байкала — Виппер, 1963).

Очень тесно примыкает к степной группа степных петрофитов, которые обычно обитают на южных остепненных склонах по выходам каменистых пород: *Ephedra monosperma*, *Carex obtusata*, *Dianthus versicolor*, *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Aster alpinus* и другие. Характерной особенностью этих видов является то, что при наличии скелетной или щебнистой почвы на южных склонах они являются непременными участниками степных сообществ, а поскольку степные почвы островов весьма щебнисты, эта группа отличается массовостью в сложении степей.

Особую группу составляют собственно скальные виды: *Selaginella rupestris*, *Draba cinerea*, *Orostachys spinosa*, *Phlojodicarpus popovii* Sipl., *Patrinia sibirica*, *Youngia tenuifolia*. Экологически эта группа неоднородна, ее виды объединяет только характер местообитаний: скалы. Поэтому мы находим здесь выходцев бореально-лесной зоны, гигрофильные папоротники (*Cystopteris*, *Gymnocarpium*, *Asplenium*, *Polypodium*), более ксерофильные и более обычные в горно-степных ландшафтах виды селягинелл, *Draba*, *Patrinia* и высокогорные *Potentilla nivea*, *Sorbaria pallasii*, *Saxifraga spinulosa*. Преобладают все же ксерофиты, что вполне согласуется с местными особенностями островов: скалы развиты на южных берегах, где литораль врезана в скальный уступ берега. По мере разрушения уступа и обработки камней волнами они становятся валунными глыбами литорали. Граница между литоралью и скалами вследствие этого местами стерта и ряд видов (*Roegneria angustiglumis*, *Cystopteris dickieana*), а также три отмеченных выше высокогорных растения в равной мере свойственны и скалам, и литорали. Соседство скал с литоралью — частое явление на Байкале и несомненно играет определенную роль в распространении скальных видов. Но для островов это значение литорали практически равно нулю. Очевидно поэтому скальная флора островов бедна —она лишена многих видов байкальского побережья, вплоть до самых распространенных вроде *Calamagrostis turczaninowii*, *Cerastium arvense*, *Stellaria dichotoma* и многих других.

Группа литоральных видов (табл. 2) на островах — четвертая по численности. Ее ядро составляют такие виды, как *Deschampsia turczaninowii*, *Clinelymus sibiricus*, *Carex enervis*, *Polygonum riparium* Georgi, *Stellaria dahurica*, *Dracocephalum ruyschiana* и другие, всего — 44 вида. Признавая определеннное разнообразие этой группы, нельзя не отметить неполноту списка. Байкальская литораль в силу своей древности содержит интереснейшие эндемики из родов *Corydalis*, *Melandrium*, *Corispermum*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Polygonum*, *Eritrichium*. Ничего подобного на островах нет, исключая разве *Festuca baicalensis* — молодого эндемика из родства *F. rubra*. Даже *Thlaspi baicalense* DC., — этот, казалось бы, вездесущий обитатель байкальской литорали, на островах появился недавно; десять лет назад (Иванова, 1969) это мощное растение там не было обнаружено. Даже *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., вовсе уж обычный и массовый обитатель байкальского берега, был найден Ивановой (1969) в единственном месте бухты Пещерка, и лишь сейчас (мои наблюдения) распространяется вдоль берега. Одним словом, вместо эндемичной байкальской флоры на литорали островов обитает совокупность лесных, скальных и прирусловых речных видов. Во флористическом отношении побережье Ушканьих островов больше напоминает не самобытную литораль озера-моря, а песчано-галечные скопления вдоль русел горных рек. Следовательно, гипотеза заноса видов на острова не дает удовлетворительного объяснения происхождения их литоральной флористической группы.

Специфической чертой байкальской литорали, обусловленной холодностью воды и положением уровня озера на высоте 454 м над ур. м., является обилие высокогорных видов. Из них на Ушканьих островах отмечены: *Carex eleusinoides*, *Salix divaricata*, *Betula divaricata* Ledeb., *Polygonum viviparum*, *Saxifraga spinulosa*, *Sorbaria pallasii*, *Potentilla nives*, *Chamaenerion latifolium*, *Pachypleurum alpinum*. Состав этой фракции непостоянен. *P. alpinum*, обнаруженный на о. Большой Ушканий полвека назад (Сукачев, Ламакин, 1952), по-видимому, здесь уже не существует: ни Иванова, ни я его не нашли. Зато *Carex eleusinoides*, найденный в виде небольшой куртины, попал на о. Большой Ушканий недавно, но хорошо плодоносит и, очевидно, будет разрастаться дальше по влажным местам среди береговых валов.

По переувлажненным местам в глубине литорали на островах можно встретить немногочисленные виды болотных растений: *Carex capitata*, *C. caespitosa*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum* — все виды травяных болот, а также клюкву *Oxycoccus microcarpus*, единственный торфяноболотный вид, занесенный, надо полагать, журавлями, изредка посещающими острова.

Наконец, последняя (табл. 2) группа — сорняки, попавшие на острова вследствие хозяйственной деятельности человека, например, *Urtica cannabina*, *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium prostratum*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *T. pratanse*. Не включены в эту группу *Urtica angustifolia* и *Chelidonium grandiflorum*, которые в Прибайкалье не являются сорняками, хотя и разрастаются подобно многим другим видам на местах, где естественные ценозы нарушены человеком. Вообще говоря, сорняки отличаются от сорничающих дикорастущих видов-апофитов тем, что совершенно не в состоянии сохраниться без «поддержки» человека и всегда исчезают, оказавшись наедине с восстановительными процессами в растительном покрове. У сорняков даже меньше шансов на сохранение, ибо их развитие нередко связано с особой трофикой почвы: повышенное содержание органических веществ, азота, фосфора и т. п., которая с уходом человека утрачивается. Именно поэтому мало сорняков на островах.

Все сказанное о флоре островов позволяет сделать следующие выводы.

1) Ушканьи острова населяет относительно богатая флора, в которой наиболее полно представлены зональные для широты островов комплексы лесных и степных видов; имеются эндемики, реликты; ряд видов, отсутствующих на близлежащих участках побережий, имеет на островах западный и восточный пределы распространения.

2) Лесная флора островов обнаруживает признаки южнотаежного, светлохвойного комплекса при ослабленных темнохвойно-таежных чертах; степная флора, наоборот, несет признаки северных сибирских степей; поэтому сосуществование светлохвойных лесов и степных формаций на островах представляется давним, сложившимся в иной ботанико-географической обстановке, отличной от современной.

3) Флора островов не обнаруживает полного соответствия флоре близлежащих побережий Байкала; в ней нет многих широко распространенных там видов темнохвойных лесов, дауро-монгольских степняков, эндемиков байкальской литорали, что в совокупности свидетельствует об ее продолжительной изоляции.

4) Занос семян на острова птицами и человеком, несомненно, имел место, но нет достоверных данных о натурализации занесенных видов в растительном покрове островов, исключая открытые местообитания литорали, зато достаточно фактов, подтверждающих исчезновение занесенных видов.

Следовательно, на Ушканьих островах находится целостный флористический комплекс, у которого был длительный период развития в изоляции от побережий. Объяснить все особенности этого комплекса заносом видов на острова мне не представляется возможным. Такой занос для большинства видов проблематичен и, конечно, не может объяснить всех случаев наличия и отсутствия видов на островах. По-видимому, Ушканьи острова не были всегда островами, но представляли собой часть береговой суши.

Нетрудно заметить, что изложенные выводы плохо согласуются с представлениями геоморфологов о поднятии островов над поверхностью озера в относительно недавнее, позднечетвертичное (Ламакин, 1952, 1968) или, наоборот, в позднетретичное время (Пальшин, 1959). Несмотря на расхождения во взглядах в отношении количества и характера абразионных террас на о. Большом Ушканьем, сам факт поднятия как будто не вызывает сомнений (Ескин и др., 1959; Лут, 1964). Правда, сразу по выходе работы Ламакина (1952) прозвучал голос, что террасы о. Большой Ушканий — это эрозионные уступы в местах контакта разных пород (Саркисян, 1954), но данное мнение, очевидно, высказано было поспешно. Следовательно, мнение о поднятии островов из-под воды в настоящее время представляется вполне обоснованным и в этом смысле геоморфологические факты, действительно, как бы находятся в противоречии с флористическими. На самом деле никакого противоречия нет, если рассмотреть проблему не только в отношении островов, но шире, под углом зрения геологической истории всего этого района Прибайкалья.

Ушканьи острова являются частью обширной подводной геоморфологической структуры, протянувшейся от о. Ольхон до Ушканьих островов и далее, к мысу Валукан Баргузинского побережья. Эту структуру Г. Ю. Верещагин (1940) назвал Академическим хребтом, а Ламакин (1952) — Ушканьим порогом. Верещагин полагал, что Академический хребет лишен донных отложений, что доказывало бы его недавнее погружение. Позднейшими исследованиями было установлено, что донные отложения на хребте есть, но они маломощны, менее 100 м, в то время как, например, у его восточного крыла, со стороны Среднего Байкала, покоится слой рыхлых отложений мощностью около 1000 м (Лут, 1964 : 103—104). Маломощность осадков, как пишет Б. Ф. Лут, не является особенностью только Академического хребта; вся южная часть Северного Байкала имеет дно, кристаллический фундамент которого прикрыт относительно тонким слоем рыхлых отложений, мощность которого менее 100 м (Лут, 1964 : 105). Если даже допустить, что вся толща осадков — озерного происхождения (что вовсе не обязательно), то сама маломощность их говорит о непродолжительном периоде накопления (каких-либо фактов, которые свидетельствовали бы о переотложении донных осадков подводными течениями, как это наблюдается на океанических шельфах, для Байкала не известно). Расчет скорости накопления донных осадков показывает, что этот участок Байкальской впадины стал дном озера совсем недавно, «буквально на глазах человека» (Лут, 1964 : 62—63). По-видимому, еще позже опустилась в озеро суша, соединявшая Святой Нос с восточным берегом, вершины гор которой в виде островов возвышаются над поверхностью современного Чивыркуйского залива (Ламакин, 1968 : 62—63).

Таким образом, в течение первой половины антропогена в средней части Байкала, точнее — в южной трети озерной впадины Северного Байкала, существовал перешеек, соединявший в одно целое о. Ольхон, берег Малого Моря, Святой Нос и восточный берег Чивыркуйского залива. Этот перешеек, разумеется, имел и флору, и фауну, и по нему могли проходить миграционные пути растений и животных с одного берега на другой. Естественно предположить, что южная наиболее высокая часть перешейка, именуемая Академическим хребтом, погрузилась под воды озера позже остальной территории и какое-то время сохраняла растительность и животный мир последней, «передав» ее современным Ушканьим островам. И вовсе не обязательно, чтобы Ушканьи острова были сушей изначально. Представляя собой структурное целое с Академическим хребтом, эти острова, по-видимому, сначала были подводной частью перешейка, но, испытывая вследствие своего окраинного положения усиленное воздействие тектонических сил, вышли из-под воды. При этом надо полагать, что острова, будучи соединенными с погружающейся сушей перешейка, смогли принять ее фауну и флору.

Возможно, что поднятие островов и опускание перешейка — две стороны одного процесса, если будет доказано жесткое соединение фундамента островов с погрузившейся структурой. В этом случае Ушканьи острова — как бы тот угол плота, который всегда выступает из воды, когда тонет плот. Подтверждение этому можно видеть в отмеченном еще Ламакиным (1952) перекосе острова, с чем согласен и Лут (1964). Этот перекос, действительно, очень выражен. Когда находишься на северо-восточном берегу о. Большой Ушканий, глаз невольно прослеживает уходящую под воду на север и восток часть суши — продолжение острова. Другим подтверждением наличия перекоса или, иными словами, вторым признаком опускания суши на о. Большом Ушканьем является наличие на нулевой террасе в бухте Пещерка (3 м над уровнем Байкала — Ламакин, 1968 : 54) археологических находок, отнесенных к Глазковской культуре (Хлобыстин, 1963, 1964). Эта датировка — бронзовый век Прибайкалья, 3—4 тысячи лет назад. Ясно, что за такой период терраса трехметровой высоты не смогла бы сохраниться, она была бы разрушена во время поднятий уровня Байкала. Даже метровый подъем озера после постройки Иркутской ГЭС наполовину развалил террасу. Разрушена также пещера в бухте Пещерка, в толще песчаного пола которой были найдены угли от костров первобытных охотников, нерпичьи кости и обломки керамики, датированные первым тысячелетием нашей эры (Хлобыстин, 1963). Если бы терраса и пол пещеры в течение нашей эры никогда не были бы выше 3 м над уровнем Байкала, они исчезли бы давным-давно, ибо эта высота находится в зоне вековых колебаний уровня озера. Следовательно, надо признать опускание этой части берега в самый последний период истории о. Большой Ушканий.

Относительно растительности бывшего перешейка, фрагмент которой представлен на островах, пока говорить трудно; по-видимому, в какой-то степени она была аналогична современной растительности дна Баргузинской котловины с ее степями и светлохвойными — сосновыми и лиственничными — лесами. На это, в частности, указывают спорово-пыльцевые спектры верхних слоев донных отложений Академического хребта (Белова, 1975), согласно свидетельствующие о смене на протяжении плейстоцена таежной растительности светлохвойными лесами с усилением роли степных сообществ. Растительность перешейка отличалась, очевидно, бо́льшим флористическим богатством и меньшей степенью ксерофилизации степных группировок. Бедность литорали островов, очевидно, связана с тем, что возникшая на месте опустившейся суши литораль — явление молодое и в условиях достаточно быстрого опускания заселяется медленно: несмотря на открытый характер литоральных местообитаний, для их заселения требуется стабилизация эдафотопов и равномерность волно-прибойного режима.

По-видимому, окончательное погружение перешейка произошло относительно недавно. В связи с этим любопытна легенда ольхонских бурят о том, что Чингисхан посещал их остров, проехав туда по перешейку, соединявшему в ту пору п-ов Святой Нос с Ольхоном (Дриженко, 1908 : XXVII). Поскольку достоверных сведений о пребывании Чингисхана на о. Ольхон нет (Владимирцов, 1922), это, конечно, легенда, а не историческое свидетельство. Но легенда удивительная, поразительным образом указывающая на существование перешейка там, где его обнаруживают научные методы. Вероятно, создание легенды принадлежит не бурятам, а населявшим Прибайкалье до бурят тюркам-курыканам (VI—X вв. н. э. — Седякина, 1964). Какая-нибудь героическая легенда, в которой фигурировал перешеек, могла достаться ольхонским бурятам от курыкан и лишь позднее связалась с личностью Чингисхана. Независимо от происхождения легенды само ее существование — факт в пользу недавнего опускания перешейка. Правда, допуская, что перешеек существовал на памяти людей, мы должны признать, что процесс опускания, учитывая существующие глубины (300—800 м — Атлас Байкала, 1969 : 5, 8), был довольно-таки стремительным. Но и это на Байкале не должно удивлять: образование залива Провал в дельте Селенги 31 декабря 1861 г. (старого стиля) свидетельствует, что катастрофические явления в истории Байкальской впадины имели место.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Байкала. (1969). — Белова В. А. (1975). История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. — Васильев В. Н. (1970). Новый вид березы с Ушканьих островов на Байкале. Нов. сист. высш. раст., 6. — Верещагин Г. Ю. (1940). Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байкал. лимнол. станц. АН СССР, 10. — Виппер П. Б. (1963). Взаимоотношение леса и степи в юго-западной части Бурятской АССР. В кн.: Матер. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. — Владимирцов Б. Я. (1922). Чингис-хан. — Вьхристюк М. М. (1969). Краткая климатическая характеристика котловины озера Байкал в районе Ушканьего архипелага. В сб.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М. — (Георги И. Г.) Georgi I. G. (1775). Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich, im Jahre 1772, 1. — Дриженко Ф. К. (1908). Лоция и физико-географический очерк озера Байкал. — Егорова Т. В., В. Н. Сипливинский. (1970). Флористические находки в северо-западном Прибайкалье. Нов. сист. высш. раст., 6. — Ескин А. С., Г. Б. Пальшин, Е. К. Гречищев, Г. И. Галазий. (1959). Геология и некоторые вопросы геотектоники Ушканьих островов. Тр. Вост.-Сиб. геол. инст. АН СССР, 2. — Иванова М. М. (1969). Растительность Ушканьих островов. В кн.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М. — Каплин В. М. (1962). Список растений Баргузинского заповедника. Тр. Баргузин. заповед., 4. — Клоков М. В. (1954). Тимьян — *Thymus* L. Флора СССР, XXI. — Кривохижин А. И., В. Н. Сипливинский. (1974). О флоре о. Верхотурова (Берингово море). Нов. сист. высш. раст., 11. — Ламакин В. В. (1952). Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. — Ламакин В. В. (1968). Неотектоника Байкальской впадины. — Лут Б. Ф. (1964). Геоморфология дна Байкала. В кн.: Геоморфология дна Байкала и его берегов. — Пальшин Г. Б. (1959). К вопросу о распределении террас на оз. Байкал. Тр. Вост.-Сиб. ФАН СССР, сер. геол., 10. — Попов М. Г., В. В. Бусик. (1966). Конспект флоры побережий озера Байкал.— Реймерс Н. Ф., Л. И. Малышев. (1963). Нарушенность лесов Средней Сибири. Бюлл. Вост.-Сиб. фенол. комисс., 2—3. —Саркисян С. Г. (1954). Байкал и история его образования. Природа, 7. — Седякина Е. Ф. (1964). Курыканы. В кн.: Древняя Сибирь. — Сергиевская Л. П. (1951). Степи Бурят-Монголии. Тр. Томск. унив., сер. биол., 116. — Сипливинский В. Н. (1967). — Дополнение к «Списку растений Баргузинского заповедника» В. М. Каплина. Тр. Баргузин. заповед., 5. — Сукачев В. Н., В. В. Ламакин. (1952). Флора и растительность Ушканьих островов. В кн.: В. В. Ламакин. Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. — Сукачев В. Н., Г. И. Поплавская. (1914). Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 г. Изв. Акад. наук, сер. 6, 8, 17. — Тихомиров Н. К. (1927). Очерк растительности о. Ольхон на оз. Байкале. Тр. комиссии по изучению оз. Байкала, 3. — Тюлина Л. Н. (1954). Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. Геоботаника, 9. — Хлобыстин Л. П. (1963). К истории нерпичьего промысла на Байкале. Сов. археол., 1. — Хлобыстин Л. П. (1964). Древние культуры побережья озера Байкал. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шимараева М. К. (1969). Почвы Большого Ушканьего острова. В кн.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М.

Сибирский институт
растениеводства и селекции,
г. Новосибирск.

Получено 31 I 1976.

SUMMARY

The analysis of Ushkan Islands flora shows a number of features distinguishing it from that of the neighbouring coasts of the lake, namely: endemics, relicts, the inhabitance of rare species, the absence of many plants common for Baikal. Some peculiarities of steppe and forest vegetation of the islands have no analogues on the coast. It makes us deny the modern idea (Sukatschev, Lomakin, 1952) according to which the islands flora generated through accidental penetration of species on the islands that arose from under the water. The comparison of floristic analysis results with the data of paleogeography assures us that the islands, flora is a fragment of that of the isthmus recently immersed into the Baikal waters.

УДК 581.3 : 581.44 : 58 (571.651.8)

Н. В. Шилова

О ВНУТРИПОЧЕЧНОМ РАЗВИТИИ ПОБЕГОВ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

N. V. SHILOVA. ON THE DEVELOPMENT OF SHOOTS WITHIN THE BUDS IN SOME HERBACEOUS PERENNIAL PLANTS OF WRANGEL ISLAND

В 1972—1973 гг. изучались строение почек и внутрипочечное развитие побегов у 8 видов травянистых многолетников, обычных для о. Врангеля. На верхушках моноподиальных скелетных побегов взрослых генеративных особей за вегетационный период закладывается мало (2—6) зачатков листьев, пластохрон составляет обычно 3—6 дней, почки формируются медленно; на приростах текущего года развертываются только листья, зачатки которых были заложены в предыдущие годы. По особенностям внутрипочечного развития различаются виды, у которых заложение зачатков листьев происходит непрерывно и быстро заканчивается, и виды с прерывистым заложением зачатков листьев, заканчивающимся позднее. У арктического вида *Armeria scabra* органогенез заканчивается раньше, чем у большинства аркто-альпийских видов, встречающихся в Субарктике и в более южных высокогорьях. Быстрое заложение зачатков листьев не является признаком, свойственным всем микрофилльным видам.

Изучение ритмов внутрипочечного роста и строения почек позволяет проследить пути адаптации растений различных таксонов к условиям среды и понять особенности их экологической дифференциации в филогенезе. В результате таких исследований могут быть освещены закономерности деятельности верхушечной меристемы, знание которых углубляет представления о ритмах ростовых процессов у растений.

В такого рода работах проводится сравнение ритмов развития различных по географическому распространению растений с климатическими ритмами. Основные черты развития почек (микрофенология) растений Арктики в этом плане еще не выявлены.

Известно, что данные о строении вегетативных органов растений разных жизненных форм, и в особенности их почек, помогают осветить особенности их ритмов.

Почкам арктических растений (главным образом генеративным) посвящены работы Серенсена (Sørensen, 1941), И. Г. Серебрякова (1961, 1964), В. В. Вихиревой-Васильковой (1962), В. А. Гаврилюка (1966). Эти исследователи показали, что в Арктике цветочные почки формируются медленно; преобладают растения с открытыми (без почечных чешуй) или пассивно защищенными почками, с заранее заложенными цветками и соцветиями. Строение вегетативных почек освещено еще меньше. Наблюдения за ростом растений показали, что в Арктике годичные приросты побегов и число образующихся на них листьев незначительны; побеги, выходя из почки, почти не подрастают. Вследствие небольшой величины годичных приростов различие между хамефитами и гемикриптофитами сглаживается, и критерии, на основании которых эти группы выделяются в других зонах, часто не приемлемы для растений Арктики (Sørensen, 1941). Нельзя также не учитывать, что у арктических кустарничков и травянистых поликарпиков строение годичных побегов почти полностью определяется предшествующим периодом развития, когда зачатки листьев закладываются в процессе закрытого (внутрипочечного) роста, и развертыванию листьев обычно всегда предшествуют один или несколько вегетационных периодов. Небольшая величина годичных приростов, короткий период роста и почти одновременное разрастание всех листьев затрудняют выявление корреляций между растущими частями и закладывающимися на верхушках растений листовыми зачатками. Поэтому изучение строения и развития почек и анализ заложения в них листьев приобретают здесь особенно большое значение.

Данная работа является продолжением исследования ритмики формирования вегетативных побегов у травянистых многолетних растений о. Врангеля. Задача работ этого цикла — выявить общие черты и особенности ритмики заложения листьев в почках у травянистых многолетних растений, развивающихся в условиях температурного режима Арктики. Первые результаты этого исследования опубликованы (Шилова, 1976). Сравнение видов *Saxifraga*, имеющих разное географическое распространение, показало, что аркто-альпийские и высокоарктические виды различаются по периодичности развития вегетативных побегов.

Объектами настоящей работы послужили представители различных семейств двудольных, расположенных в разных ветвях филогенетической системы: *Valeriana capitata* Pall. (*Valerianaceae*), *Parrya nudicaulis* (L.) Regel (*Cruciferae*), *Armeria scabra* Pall. ex Roem. et Schult. (*Plumbaginaceae*), *Saxifraga caespitosa* L. (*Saxifragaceae*), *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. и *A. ochotensis* Willd. (*Primulaceae*), *Lagotis minor* (Willd.) Standl. (*Scrophulariaceae*), *Claytonia arctica* Adams. (*Portulacaceae*).[1]

Armeria scabra — преимущественно арктический вид (Миняев, Кутявина, 1974); *Valeriana capitata* — гипоаркто-альпийский;[2] *Saxifraga caespitosa*, *Parrya nudicaulis*, *Androsace bungeana*, *Lagotis minor* — аркто-альпийские, встречающиеся в высокогорьях Субарктики и в более южных высокогорьях; *Androsace ochotensis* и *Claytonia arctica* — аркто-альпийские, обитают только в высокогорьях Субарктики.

Растительность о. Врангеля относится к подзоне арктических тундр (Александрова, 1964; Юрцев, 1973). Почти все изученные виды травянистых многолетников обычны для острова, причем *Parrya nudicaulis* является доминантом щебнистых тундр (Петровский, 1973). Только *Saxifraga caespitosa* отмечалась для острова несколько реже. *Valeriana capitata* и *Lagotis minor* характерны для умеренно увлажненных и сырых местообитаний, остальные виды встречаются на более щебнистых склонах и террасах.

Материал был собран в 1972 и 1973 гг. в окрестностях бухты Сомнительной. Как уже отмечалось раньше (Шилова, 1976), вегетационный период 1972 г. в сравнении со средними многолетними данными отличался поздней весной, более сухим и теплым летом. Среднесуточная температура воздуха на высоте 2 м в 1-й декаде июля была 5.8, во 2-й декаде июля — 6.6, в 3-й декаде июля — 6.8, в 1-й декаде августа — 4.6, во 2-й декаде августа — 2.6°. Температура в июне 1972 г. была холоднее, а в июле теплее средней многолетней. 1973 год был менее благоприятным для вегетации растений. Его климатические показатели более характерны для острова и ближе к средним многолетним данным: среднесуточная температура июля и августа была ниже, а осадков выпало больше, чем в 1972 г. В 3-й декаде июля наступило сильное похолодание и выпал снег.

Материал и методика

В 1972 и 1973 гг. с июля до сентября через каждые 5—7 дней мы собирали вегетативные побеги 8 видов. В нижней части гор Сомнительных по склону южной экспозиции в щебнистой травяной тундре (верхний участок) были собраны *Armeria scabra*, *Claytonia arctica*, а несколько ниже на шлейфе (нижний участок 1) — *Valeriana capitata*, *Parrya nudicaulis*, *Lagotis minor*, *Androsace ochotensis*, *A. bungeana*. Образцы *Saxifraga caespitosa* были взяты на приморской равнине во влажной ивнячково-дриадовой пятнистой тундре (сильно заснеженный и увлажненный нижний участок 2). На верхнем участке среднесуточная температура на уровне верхушек побегов и почек в 1973 г. во 2-й декаде июля была 1.8, в 3-й декаде июля — 1.7, в 1-й декаде августа — 4.7, во 2-й декаде августа — 1.6°. На нижнем участке 1 температура была более высокой: 3.8, 3.4, 5.3 и 5.7° соответственно.

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР».

[2] Пользуюсь случаем выразить благодарность Б. А. Юрцеву за сведения о географическом распространении видов.

Для исследования ритмов формирования почек выбирали 2—3-летние вегетативные побеги, которые фиксировали в 75° спирте и смеси Карнуа. При препарировании почек и верхушек побегов под МБС-1 определяли число зачатков листьев в разные периоды вегетации. На основании этих данных устанавливали число зачатков листьев, заложенных за вегетационный период; определяли пластохрон (в часах и днях), его изменение в течение вегетационного периода и продолжительность периода органогенеза. Изменение скорости заложения зачатков листьев сопоставляли с изменением температуры за летние месяцы и фенологическими фазами растений. При описании строения побегов было обращено внимание на следующие признаки: тип скелетных побегов и длительность цикла их развития; число листьев, образующихся до заложения цветков; число листьев, развивающихся на годичных приростах; строение и емкость пазушных почек; формирование генеративных почек; положение побегов замещения.

Число зачатков листьев на 2—3-летних вегетативных побегах взрослых генеративных особей (на которых было проведено исследование ритмов), оказалось ниже ожидаемого. Оно, очевидно, соответствовало минимальному числу листьев, которые развертываются на этих побегах в первые годы их развития. Это можно объяснить неблагоприятными метеорологическими условиями в годы наблюдений. Продолжитель ость циклов развития монокарпических и поликарпических скелетных побегов устанавливалась путем подсчета числа листьев, образовавшихся на этих побегах до заложения цветков, и их числа на годичных приростах; продолжительность развития пазушных почек — сопоставлением числа зачатков листьев зрелой пазушной почки с числом зачатков в пазушных почках на последовательных годичных приростах.

На о. Врангеля распространенными жизненными формами являются подушки и розеткообразующие растения. Изученные виды представлены стержнекорневыми подушками (*Saxifraga caespitosa*, *Androsace ochotensis*) и розеткообразующими растениями с относительно большими или очень мелкими листьями. Это — кистекорневые (*Lagotis minor*), длиннокорневищные (*Valeriana capitata*), столонно-розеточные (*Androsace bungeana*), стержнекорневые (*Armeria scabra*, *Claytonia arctica*, *Parrya nudicaulis*); почти все они являются полурозеточными или розеточными травянистыми многолетниками (Полозова, 1977). Установлено, что на годичных приростах листья развертываются только из листовых зачатков, которые были заложены заранее: в предыдущем году или несколько лет назад.

Результаты исследования

Valeriana capitata — длиннокорневищное симподиальное полурозеточное травянистое растение; монокарпические побеги характеризуются 5—6-летним циклом развития.

Почки закрытые (с чешуями) и, кроме того, защищены старыми листьями. Емкость зрелых пазушных почек — 8—10 зачатков листьев. Почки формируются по крайней мере в течение нескольких вегетационных сезо-

Некоторые признаки строения монокарпических скелетных побегов симподиальных травянистых многолетников острова Врангеля

Вид	Почки с почечными чешуями (+) или без них (—)	Число листовых зачатков в зрелой пазушной почке	Продолжительность формирования пазушной почки (годы)	Тип годичного вегетативного побега	Число листовых зачатков, заложившихся за вегетационный период	Число листьев, развертывающихся на годичном приросте: вегетативный побег, однолетний	Число листьев, развертывающихся на годичном приросте: вегетативный побег, трехлетний	Число листьев, развертывающихся до образования цветков	Число почек у основания цветоноса	Предполагаемый возраст монокарпических побегов (годы) с момента развертывания пазушной почки
Valeriana capitata	+	8—10	2	Удлиненнокорневищно-розеточный	4	4—6	8—10 (12)	18—24	2—3	5—6
Parrya nudicaulis	—	10—12 (14)	2—3	То же	3	4—6	8—14	18—30	1—2 (3)	5—(10)
Armeria scabra	—	13—15	3	Розеточный	4	5—7	12—17	20—30	2—3	6—7 (8)
Saxifraga caespitosa	—	14—16	3	»	4	3—6	14—16 (18)	30—38	5	8—(10)
Androsace ochotensis	—	6—7	2	»	4—5	3—4	6—8	12—16	5—6	5—6
A. bungeana	—	14—16 (18)	2 (3)	Столонно-розеточный	6	6—8	12—16	24—48	2—3	5—(9)

нов. Годичные вегетативные побеги удлиненнокорневищно-розеточные,[3] с 4—6 или 8—10 (12) листьями (см. таблицу). Нижнюю часть побега составляют несколько развитых длинных междоузлий, верхняя часть с короткими междоузлиями и листьями, образующими розетку. На годичных приростах образуется до 4—6 пазушных почек, однако большая часть их становится спящими. На многолетней части стебля бывает до 10—15 спящих почек. В целом, прежде чем образуются цветки, развертывается до 18—24 листьев. В год, предшествующий цветению, с июля на верхушке монокарпических полициклических побегов начинают формироваться цветки. В основании репродуктивной части побегов развиваются 2—3 вегетативные пазушные почки, с распусканием которых образуются побеги замещения, и моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. По строению почек и циклу развития побегов *V. capitata* очень сходна с *V. rossica*, описание которой имеется в литературе (Борисова-Гуленкова, 1961).

В июле[4] (рис. 1, *1*) за 2 недели образовалось 4 листа. Первые листовые зачатки появились во 2-й декаде июля — еще до цветения и при несколько более высокой среднесуточной температуре, чем последующие. Их пластохрон составлял 3 дня. Последние зачатки листьев образовались в начале цветения (пластохрон 3.5 дня) и уже при среднесуточной отрицательной температуре. Очевидно, при понижении температуры и с переходом к цветению пластохрон несколько увеличивается (рис. 2, *1*).

---

[3] Удлиненнокорневищно-розеточные растения мы не отождествляем с розеточными растениями, имеющими удлиненные корневища, как это встречается в литературе (Борисова, 1961). Этим термином здесь обозначены растения с корневищным вегетативным побегом, у которого нижняя часть с длинными, а верхняя — с короткими междоузлиями и заканчивается розеткой листьев.

[4] К сожалению, в моем распоряжении не было материала за самый ранний период вегетации. Возможно, что в это время заложилось еще 1—2 листовых зачатка.

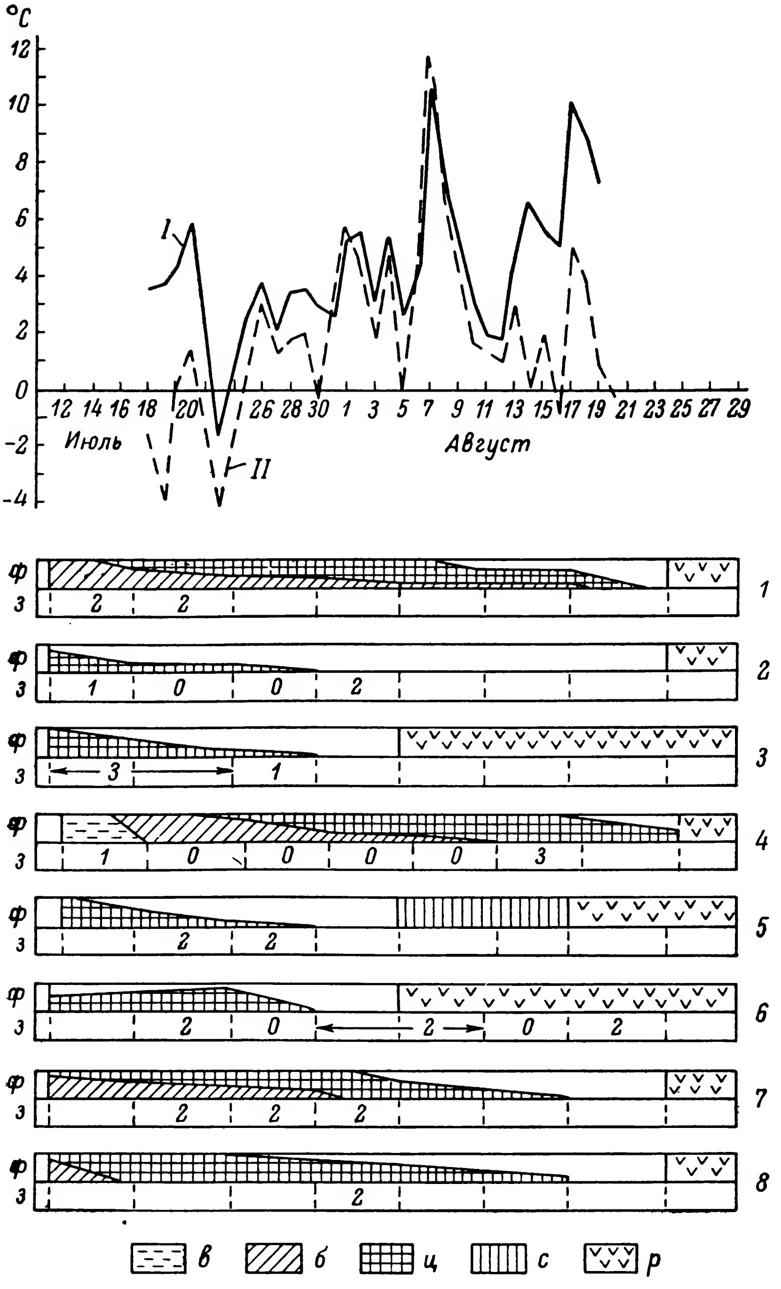


Рис. 1. Заложение зачатков листьев и сезонное развитие *Valeriana capitata(1)*, *Parrya nudicaulis (2)*, *Armeria scabra (3)*, *Saxifraga caespitosa (4)*, *Androsace ochotensis (5)*, *A. bungeana (6)*, *Claytonia arctica (7)*, *Lagotis minor (8)*.

Ход среднесуточных температур в 1973 г. на высоте 2—5 см от поверхности почвы на нижнем первом (*I*) и верхнем (*II*) участках.

На оси абсцисс — даты сбора материала; *на оси ординат* — температура; *ф* — фенологическое развитие; *з* — число зачатков листьев, заложенных на конусе нарастания за соответствующий период времени; *в* — вегетация; *б* — бутонизация; *ц* — цветение; *с* — созревание семян; *р* — расцвечивание листьев.

Parrya nudicaulis — стержнекорневая симподиальная розеточная трава с монокарпическими полициклическими побегами.

Почки открытые (без почечных чешуй). Емкость зрелых пазушных почек — 10—12 (14) зачатков листьев. Они развиваются в течение 2—3 лет. По строению вегетативных побегов (рис. 3, *1*) и циклу их развития (см. таблицу) *P. nudicaulis* сходна с предыдущим видом.

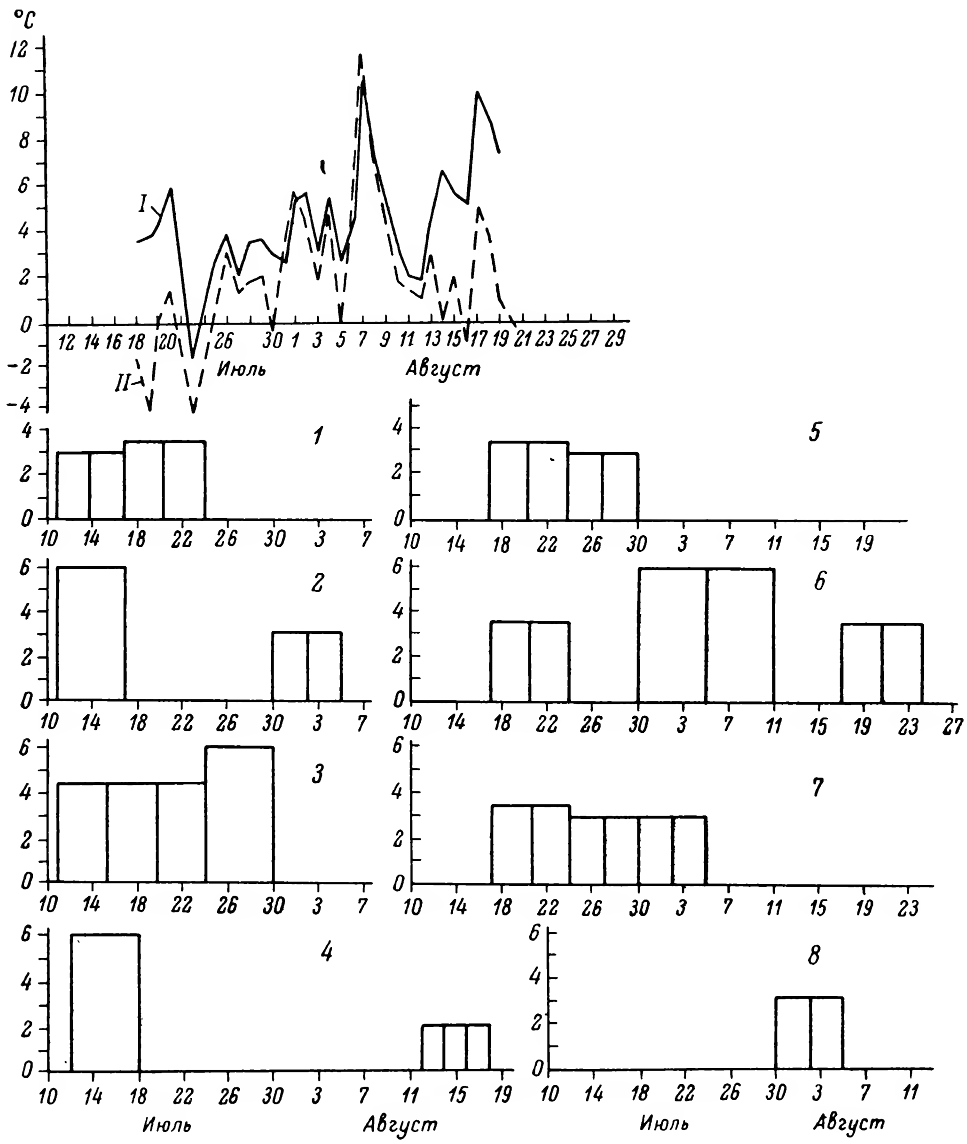


Рис. 2. Скорость заложения зачатков листьев *Valeriana capitata (1)*, *Parrya nudicaulis (2)*, *Armeria scabra (3)*, *Saxifraga caespitosa (4)*, *Androsace ochotensis (5)*, *A. bungeana (6)*, *Claytonia arctica (7)*, *Lagotis minor (8)* в июле и августе 1973 г.

Ход среднесуточных температур в 1973 г. на высоте 2—5 см от поверхности почвы на нижнем первом (*I*) и верхнем (*II*) участках.

На оси абсцисс — даты сбора материала, *на осях ординат* — температура и пластохрон (в днях).

Зачатки листьев закладывались в июле и августе двумя «партиями» (рис. 1, *2*). В 1973 г. первый лист появился во 2-й декаде июля (пластохрон около 6 дней) — в конце цветения. Во 2-й половине июля, вероятно в связи с понижением температуры, была отмечена 2-недельная пауза. В 1-й декаде августа, после цветения и при повышении температуры воздуха до 5—6°, зачатки листьев закладывались через 3 дня (рис. 2, *2*). Всего на конусе нарастания заложилось 3 листовых зачатка.

Armeria scabra — стержнекорневое симподиальное розеточное растение с монокарпическими полициклическими побегами, развитие которых продолжается 5—7 лет и больше.

Почки открытые. Емкость зрелых пазушных почек большая — 13—15 зачатков листьев. Пазушная почка формируется 3 года. Годичные вегетативные побеги розеточные. По числу зачатков ежегодно заклады-

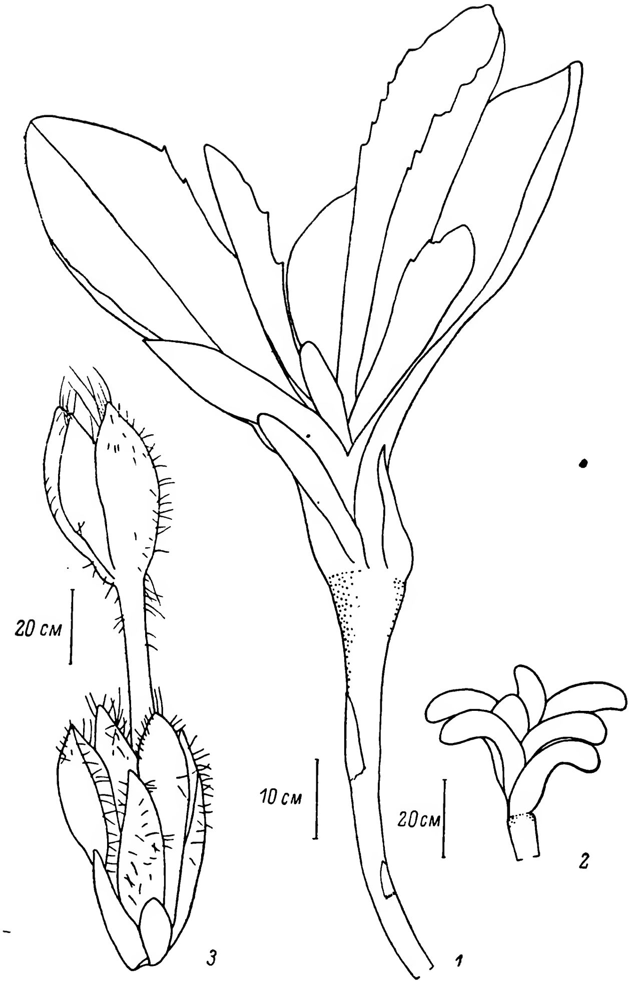


Рис. 3. Типы вегетативных розеткообразующих побегов травянистых многолетников.

1 — удлиненнокорневищно-розеточный побег *Parrya nudicaulis*, 2 — розеточный побег *Androsace ochotensis*, 3 — столонно-розеточный побег *A. bungeana*.

вающихся листьев и числу листьев, развертывающихся на годичных приростах, а также по продолжительности цикла развития монокарпических скелетных побегов *A. scabra* сходна с *Parrya nudicaulis* (см. таблицу).

В годы наблюдений зачатки листьев закладывались в июле непрерывно, но с различной скоростью, сначала через 3—4.5, затем через 6 дней (рис. 2, *3*). Медленнее закладывались листья в конце цветения, несмотря на повышение температуры (рис. 1, *3*). За вегетационный период образовалось 4 листовых зачатка.

Saxifraga caespitosa — стержнекорневая симподиальная подушка с монокарпическими полициклическими побегами.

Почки открытые. Емкость пазушных почек — 14—16 зачатков листьев (см. таблицу). Пазушные почки развиваются в течение 3 лет. Годичные вегетативные побеги розеточного типа. Строение монокарпических скелетных побегов сходно с их строением у других стержнекорневых растений, и в частности у *Armeria scabra*. Особенностью *S. caespitosa* является большее число пазушных почек у основания цветоноса, чем у других исследованных видов, что, очевидно, характерно для жизненной формы подушек.

Зачатки листьев закладывались в июле и августе двумя «партиями» (рис. 1, *4*). Первые листовые зачатки появились во 2-й декаде июля (пластохрон 6 дней). Их заложение совпало с началом цветения. Второй период заложения зачатков листьев наблюдается во время массового цветения и при повышении температуры до 7° во 2-й половине августа. Пластохрон был равен 2 дням (рис. 2, *4*). Периоды медленного и быстрого заложения зачатков листьев разделялись длительным перерывом — более 3 недель. За лето образовалось 4 листовых зачатка.

Androsace ochotensis относится к стержнекорневым симподиальным подушкам, монокарпические полициклические побеги которых развиваются 5—6 лет (см. таблицу).

Почки открытые, защищены основаниями листьев. Емкость пазушных почек — 6—7 зачатков листьев, они развиваются в течение 2 лет. Для растений этого вида характерны небольшое число листьев, развертывающихся на годичных приростах (рис. 3, *2*), и небольшое число зачатков листьев в пазушной почке, а также сравнительно короткий цикл развития их монокарпических побегов (см. таблицу). У основания цветоноса расположены 5—6 пазушных почек. Развитие такого большого числа пазушных почек у цветоноса *A. ochotensis*, как и у *Saxifraga caespitosa*, очевидно, является признаком, свойственным подушкам. Значительное увеличение числа боковых розеточных вегетативных побегов (до 6) после цветения происходит у многих полициклических побегов одновременно, способствуя быстрому формированию плотной кроны подушки.

Листья, по нашим наблюдениям в 1972 и 1973 гг., закладывались только в июле, но непрерывно (рис. 1, *5*). За 2 недели июля образовалось 4 листовых зачатка: первые появлялись через 3.5, следующие — через 3 дня (рис. 2, *5*). Зачатки листьев возникали медленнее при сильном понижении температуры, наступившим в конце 2—начале 3-й декады июля, что совпало также с концом цветения. Быстрое заложение листьев происходило в конце цветения при положительной среднесуточной температуре. За вегетационный период образовалось 4 листовых зачатка.

Androsace bungeana — симподиальная столонно-розеточная трава с монокарпическими полициклическими побегами, образующими плотно- или рыхлокустовые дерновинки.

Почки открытые, но защищены основаниями листьев. Емкость зрелых пазушных почек большая — 14—16 (18) листовых зачатков. Созревание почек происходит не менее 2 (3) лет. Для *A. bungeana* характерны столонно-розеточные годичные вегетативные побеги (рис. 3, *3*). Их удлиненную часть составляет нижнее междоузлие длиною от 4 до 16 мм, которое выносит розетку из 6—8 листьев. В связи с различиями в длине этого междоузлия формируются рыхло- или плотнокустовые дерновинки. В основании отцветшего цветоноса наблюдалось до 2—3 зрелых почек, причем одна из них бывает больше других. В дальнейшем неодинаковое развитие боковых побегов продолжается. Длинное междоузлие с розеткой образуется только из одной почки, остальные остаются сидячими у основания цветоноса и становятся спящими. Из самых нижних спящих почек позднее развиваются плагиотропные столоны. По другим признакам строения монокарпических побегов *A. bungeana* (см. таблицу) сходна с *A. ochotensis*, от которой она отличается большим числом зачатков листьев в пазушных почках и листьев, развертывающихся на годичных приростах.

Заложение листьев в годы наблюдений происходило в июле и августе через 3.5—6 дней с перерывами, тремя «партиями» (рис. 1, *6*). Во 2-й половине июля в период цветения и при отрицательной среднесуточной температуре образовались 2 листовых зачатка. Начавшееся сильное понижение температуры остановило митотическую деятельность меристемы, и следующие зачатки листьев в конце июля не появлялись. В 1-й декаде августа температура снова повысилась, цветение к этому времени закончилось и на верхушке вегетативных побегов заложились еще 2 листовых зачатка, но они возникали медленно (их пластохрон составлял около 6 дней). После 6-дневного перерыва во второй половине августа заложилась последняя пара зачатков листьев (пластохрон каждого 3.5 дня). За июль—август образовались 6 листовых зачатков.

Lagotis minor — кистекорневая моноподиальная розеточная трава с поликарпическими полициклическими побегами, моноподиальное нарастание которых продолжается 20 и более лет.

Почки открытые, защищены основаниями взрослых листьев. Емкость верхушечной почки к осени — 5—7 зачатков листьев. На верхушке побега имеется 2—3-летний запас зачатков листьев. В пазухах листьев закладываются только цветочные почки, формирование которых, так же как и листьев, продолжается около 2 лет. В июле развивается розетка, несущая 2—3 листа с цветочными пазушными почками. Одна из них или же несколько сразу развиваются в цветоносные побеги, остальные становятся спящими и остаются на корневище около 3 лет. На многолетней части корневища, втянутой в почву, наблюдалось одновременное развитие спящих почек нескольких генераций.

После развертывания и разрастания листьев, образующих розеточные вегетативные побеги текущего года, на их конусе нарастания в начале августа закладывались новые 2 (3) зачатка листьев. Они непрерывно появлялись в конце цветения, их пластохрон составлял 3 дня (рис. 1, *8*; рис. 2, *8*).

Claytonia arctica — стержнекорневая моноподиальная розеточная трава с поликарпическими побегами, моноподиальное нарастание которых продолжается более 10 лет.

Почки открытые. В зимующих почках содержится до 60 зачатков листьев. Близкое число их (45—65) отмечалось у этого растения и другими исследователями (Вихирева-Василькова, 1962). Годичные вегетативные побеги розеточные. У молодых растений розетки состоят из 3—12 листьев; позднее число листьев в розетках возрастает до 16 (18). Увеличение числа листьев в розетке в онтогенезе растений частично связано с увеличением числа центров их заложения с трех до пяти. Цветочные почки закладываются в пазухе почти всех листьев розетки, обычно их много — 10—18 (25). Их внутрипочечное развитие продолжается около 2 лет. Ежегодно развивается от 6 до 18 генеративных побегов. Развитие вегетативных пазушных почек и ветвление побегов не наблюдались. Годичные приросты бывают длинные (до 12 мм) с рыхло расположенными листовыми следами и короткие (до 8 мм), на которых листовые следы более скученны. Обычно они чередуются. Многочисленные спирально расположенные сближенные листовые следы на вертикальной многолетней части стебля составляют своеобразный рисунок. Кора легко отделяется от тканей центрального цилиндра и снимается «чулком».

Ежегодно на конусе нарастания моноподиального побега закладывалось до 6 зачатков листьев. Внутрипочечное развитие листьев продолжается не менее 3—5 (6) лет. Во 2-й половине июля (с 17 по 24 VII), в начале цветения и при понижении температуры (рис. 1, *7*; рис. 2, *7*), зачатки листьев закладывались медленнее (через 3.5 дня), а в конце июля и в начале августа, при повышении температуры и переходе к массовому цветению несколько быстрее (через 3 дня). В 1972 г. образование зачатков листьев началось позднее. В начале августа они закладывались медленнее (через 6 дней), а затем быстро (через 1.2 дня).

Обсуждение

В результате исследования сезонного развития и строения почек у арктических растений разных жизненных форм о. Врангеля (кистекорневые, длиннокорневищные, столонно-розеточные, стержнекорневые полурозеточные и розеточные травянистые многолетники, стержнекорневые подушки) были выявлены их общие особенности. За вегетационный период на верхушках монокарпических и поликарпических скелетных побегов закладывается мало (2—6) зачатков листьев, пластохрон относительно длинный (чаще от 3.5 до 6 дней), почки формируются медленно и достигают полной емкости на 2—3-й годы. Наибольшая емкость почек отмечена у *Saxifraga caespitosa* и *Androsace bungeana*, наименьшая —

у *A. ochotensis*. Листья развертываются только из листовых зачатков, которые были заложены в предшествующие годы. Зачатки листьев, заложение которых происходит в течение двух, трех или четырех вегетационных периодов, могут развертываться непрерывно в июле как одна «единица роста» (в смысле Халле и Мартина — Halle, Martin, 1968), что соответствует двум, трем или четырем «единицам морфогенеза». Эти данные показывают, что число растущих листьев на верхушке побегов в Арктике бывает ограничено медленно протекающими процессами их заложения.

На о. Врангеля преобладают растения с укороченными или розеточными вегетативными побегами, несущими обычно небольшое число листьев. Эти данные согласуются с результатами исследований растений Гренландии (Sørensen, 1941), которые показали, что у большинства видов *Cruciferae*, *Salicaceae*, *Plumbaginaceae*, *Campanulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Polemoniaceae* и других семейств в высоких широтах на годичных побегах образуется мало (чаще 4—6) листьев. Число листьев, как справедливо отметил Серенсен, отражает продолжительность формирования побега в почке; скорость роста годичных побегов изменяется с возрастом, на протяжении малого жизненного цикла. Действительно, на 2—3-летних побегах листьев обычно в 2—3 раза больше, чем на однолетних побегах или в год, предшествующий цветению. Интересно отметить, что это число почти совпадает с емкостью их пазушных почек. Полученные данные позволяют составить первое, пока еще очень приблизительное представление о некоторых закономерностях заложения листьев у растений в высоких широтах.

По ритму внутрипочечного развития все исследованные растения распадаются на 2 группы: 1) за вегетационный период закладывается 2—6 зачатков листьев; заложение их происходит непрерывно в течение короткого периода времени и быстро заканчивается (*Armeria scabra*, *Valeriana capitata*, *Androsace ochotensis*, *Claytonia arctica*, *Lagotis minor*); 2) закладывается 3—6 зачатков листьев, с перерывами, заложение их рано начинается и поздно заканчивается (*Parrya nudicaulis*, *Androsace bungeana*, *Saxifraga caespitosa*). Таким образом, выявлены растения, у которых органогенез заканчивается рано, и растения с более растянутым органогенезом, вследствие чего они могут продуктивнее использовать благоприятную температуру в течение всего вегетационного периода.

Изученные виды по ареалам, генезису и ритмам сезонного развития составляют весьма неоднородную группу. Часть их — аркто-альпийские, встречающиеся только в высокогорьях Субарктики (*Androsace ochotensis*, *Claytonia arctica*), преимущественно океанические виды — сходны с *Armeria scabra* по непрерывному заложению листовых зачатков (пластохрон 3—4 дня) и короткому периоду формирования побегов будущего года. Однако по сравнению с арктическим видом *Armeria scabra* заложение листовых зачатков у *Androsace ochotensis* и *Claytonia arctica* начиналось несколько позже. У остальных аркто-альпийских видов (за исключением *Lagotis minor*), имеющих более широкие ареалы, распространенных в субарктических и более южных, преимущественно континентальных высокогорьях (*Saxifraga caespitosa*, *Parrya nudicaulis*, *Androsace bungeana*), заложение листовых зачатков продолжалось долго, с пластохроном в 2—6 дней, с перерывами и заканчивалось позднее. Пока трудно сказать, какой из этих вариантов онтогенеза растений в высоких широтах поддерживался естественным отбором. Отметим только, что у океанического арктического вида *Armeria scabra*, гипоаркто-альпийского *Valeriana capitata* и эндемичного амфиберингийского *Androsace ochotensis* заложение зачатков листьев происходило непрерывно и заканчивалось раньше, чем у остальных видов.

Несмотря на то что у всех видов меристематическая активность в верхушках побегов была сравнительно короткой, а пластохрон изменялся в небольших пределах, выявилось несколько вариантов развития по периодичности заложения листьев. Представители разных семейств и даже виды в пределах одного рода различались по срокам длинного и короткого пластохрона и характеру их чередования; при понижении температуры у одних видов скорость заложения листьев замедлялась, у других образование листьев совсем прекращалось. При понижении температуры и переходе к цветению у *Valeriana capitata*, *Parrya nudicaulis* и *Androsace ochotensis* пластохрон удлинялся; у *Armeria scabra и Saxifraga caespitosa*, напротив, во время цветения листья закладывались быстрее.

По аналогии с мелколистными видами *Saxifragacaeae* и *Ericaceae* (Шилова, 1967, 1976) можно было ожидать, что и мелколистные представители других семейств также характеризуются быстрым заложением зачатков листьев. Полученный материал позволил сопоставить развитие двух видов *Androsace*, относящихся к разным секциям и имеющих мелкие листья. Оказалось, что эти виды различались по скорости заложения листьев; при супротивном листорасположении, характерном для *A. ochotensis*, они закладывались медленнее, чем у *A. bungeana* со спирально расположенными листьями. Однако для обоих видов *Androsace* характерны довольно медленные темпы заложения зачатков листьев. Таким образом, быстрое заложение зачатков листьев не у всех растений (не во всех родах и семействах) сочетается с микрофиллией.

Не удалось обнаружить какой-либо зависимости между типами сезонной периодичности заложения листьев и принадлежностью растений к определенной категории жизненных форм, а также структурой их подземных или надземных органов.

Можно было ожидать, что виды, составляющие определенную фенологическую группу, в то же время являются группой, более или менее однородной и по внутрипочечному развитию (периодичности заложения листьев). Оказалось, однако, что заложение зачатков листьев у видов, сходных по фенологическому развитию, может протекать по-разному. Так, раннелетние виды *Androsace ochotensis* и *Armeria scabra* различались по срокам начала заложения листьев, его динамике и скорости, но были сходны в том отношении, что заложение последних зачатков листьев было приурочено к концу цветения. Среднелетние виды *Valeriana capitata* и *Claytonia arctica* различались по динамике заложения листьев, и периоды органогенеза у них совпадали по времени лишь частично. Только у позднелетнего вида *Saxifraga caespitosa* заложение зачатков листьев оказалось растянутым на очень длительный период. Таким образом, предположение о совпадении групп видов по фенологическим особенностям и по периодичности заложения листьев не подтвердилось.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). Арктические тундры СССР. — Борисова И. В. (1961). Биология и основные жизненные формы двудольных травянистых многолетних растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 13. — Борисова-Гуленкова М. А. (1961). Побего- и корнеобразование у валерианы русской (*Valeriana rossica* P. Smirn.). Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 3. — Вихирева-Василькова В. В. (1962). О почках возобновления арктических растений. Бот. ж., 47, 8. — Гаврилюк В. А. (1966). К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.—Л. — Миняев Н. А., Н. Г. Кутявина. (1974). К систематике видов рода *Armeria* (DC.) Willd., встречающихся в СССР. Нов. сист. высш. раст., 11. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Полозова Т. Г. (1977). Жизненные формы сосудистых растений Тарейского стационара (Западный Таймыр). В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л. — Серебряков И. Г. (1961). Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXVII, 3. — Серебряков И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIX, 5. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.—Л. — Шилова Н. В. (1967). Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. — Шилова Н. В. (1976). Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) острова Врангеля. Бот. ж., 61, 5. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Halle F., R. Martin. (1968). Étude de la croissance rythmique chez l' *Hévea* (*Hevea brasiliensis* Müll.). Adansonia, ser. 2, 8, 4. — Sørensen Th. (1941). Temperature relation and phenology of the north-east Greenland flowering plants. Medd. om Grønland., 125, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VI 1976.

SUMMARY

Bud structure and formation of the vegetative shoots (seasonal leaf initiation within the buds) in 8 species of herbaceous perennial plants widely distributed in Wrangel island have been studied. It has been shown that 2—6 leaf primordia were initiated at the shoot apex of monopodial monocarpic and polycarpic shoots of mature individuals; plastochrone usually being 3—6 days; the number of leaves of the annual shoots corresponded to the number of leaf primordia initiated during the preceding growing seasons. Arctic *Armeria scabra* Pall. ex Roem. et Schult., hypo-arctic *Valeriana capitata* Pall., the arctoalpine species, occurring in subarctic high mountains and the arcto-alpine species, growing in subarctic and more southern high mountains, differ in the rate of the formation of the vegetative shoots. Leaf initiation within the buds in *Armeria scabra*, *Valeriana capitata*, *Androsace ochotensis* Willd., *Claytonia arctica* Adams was continuous, but ceased early in the season. In *Parrya nudicaulis* (L.) Regel, *Saxifraga caespitosa* L., *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. initiation of leaf primordia was interrupted by pauses; it began earlier in the season and stopped later. Rapid leaf initiation, thus, is not obligatory phenomenon in all microphyllous species.

УДК 581.9 : 582.29 (23) (57.5)

Н. В. Седельникова

РЕЛИКТЫ В ЛИХЕНОФЛОРЕ ГОРНОЙ ШОРИИ (КУЗНЕЦКОЕ НАГОРЬЕ)[1]

N. V. SEDELNIKOVA. RELICTS IN THE LICHEN FLORA OF GORNAJA SCHORIA (KUZNETZKY ELEVATION)

Рассматриваются различные направления в решении проблемы реликтов, связанные с определением возраста и происхождения реликтовых элементов. На основании анализа ареалов, генетических связей видов и эколого-ценологических данных среди лишайников Горной Шории выделены 18 реликтовых видов, возраст которых определяется плиоценовым временем.

Вопрос о реликтах является одним из основных в проблеме истории флоры и растительности; реликты, по выражению Дарвина (1896), являются «живыми ископаемыми», свидетелями минувших эпох, изучение которых углубляет представления о формах и направлениях видообразовательного процесса. Как отметил Е. В. Вульф (1941), реликты служат теми вехами, руководствуясь которыми мы воссоздаем историю развития растительного покрова Земли, т. е. они являются отражением исторического развития флоры.

Вопрос о реликтах не раз ставился исследователями, часто решаясь в диаметрально противоположных направлениях (Крылов, 1891, 1905, 1908—1914; Коржинский, 1894; Попов, 1927, 1953; Лавренко, 1930; Коровин, 1934; Криштофович, 1935; Гроссет, 1935, 1962, и др.). Наиболее резкие разногласия в решении этого вопроса связаны с определением возраста и происхождения реликтовых элементов. Так, например, определения возраста неморальных реликтов колеблются от миоцена до голоцена; одни авторы относят их к середине или к концу третичного времени (таких исследователей большинство), другие — к межледниковому, а третьи считают их возраст послеледниковым. Подобные же разногласия отмечены и в отношении широколиственных реликтов Горной Шории, и в частности для «липового острова».

Впервые обстоятельное описание «липового острова» еще в конце прошлого столетия дал П. Н. Крылов (1891); он составил список, содержащий 18 реликтовых видов — элементов широколиственного леса. К ним относятся *Tilia sibirica* Fisch. ex Bayer, *Cardamine impatiens* L., *Asperula odorata* L., *Asarum europaeum* L., *Sanicula europaea* L.,*Campanula trachelium* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Osmorrhiza amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim. и др. По словам Крылова, это как бы крайние форпосты формации широколиственного леса Европы, сохранившиеся здесь со времен плиоцена.

В 1925 г. вышла работа Л. Ф. Ревердатто «К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау». Она дала ценные дополнения, касающиеся изменений, которые произошли с «липовым островом» со времени его обследований Крыловым (с 1891 по 1924 г.). Изменения были обусловлены хищническим истреблением этого единственного остатка древней широколиственной формации в Сибири.

---

[1] Материал этой статьи был доложен на 1-й конференции по споровым растениям Украины (Киев, 15—17 IX 1969).

Липовые леса, являющиеся реликтом широколиственной флоры, прежде широко представленной в Зап. Сибири, а ныне почти вымершей, и теперь привлекают внимание ботаников и лесоводов.

В 1931 г. опубликована работа В. И. Баранова и М. Н. Смирнова, где среди подробной характеристики растительности Горной Шории даны описания Кондомо-Мрасских липняков.

Следует отметить, что список реликтов П. Н. Крылова и более поздних флористов Сибири далеко не исчерпывает всего богатства форм, встречающихся в «липовом острове». Как указал М. М. Ильин (1941), никто из них не отметил в качестве реликтов обильные здесь виды *Galium krylovii* Iljin, *Brunnera sibirica* Stev. и другие, которые по своим связям являются даже более древними реликтовыми видами широколиственных фитоценозов, чем указанные ранее. Благодаря наличию *B. sibirica*, очень похожей на вид того же рода *B. macrophylla* (Bieb.) Johnst., встречающийся на Кавказе, Ильин устанавливает связь древнетретичной флоры этой части СССР со средиземноморской флорой. Анализируя систематическое родство и географические связи реликтовых форм, он делит их на 3 группы: древнесредиземноморские, атлантические и пацифические широколиственные реликты.

Б. К. Шишкин (1938) высказал мнение, что схему Ильина нужно дополнить, так как она не исчерпывает некоторых реликтовых форм Алтая. В качестве примера он привел древние лесные виды селезеночников *Chrysosplenium ovalifolium* Bieb. ex Bunge и *Ch. filipes* Kom., являющиеся эндемами нагорной черневой тайги Алтая и Саян, а также папоротники *Polypodium lineare* Thunb. и *Asplenium sarelii* Hook., ареалы которых связывают черневую тайгу Алтая с Восточным Китаем, Гималаями и Тянь-Шанем.

Как уже отмечалось, во взглядах на возраст «липового острова», этого древнего остатка широколиственной формации, нет единого мнения. В. В. Ревердатто (1940) широколиственные элементы сибирской тайги относил ко времени, переходному от ксеротермического к современному. Резкой критике этот взгляд подверг Ильин (1940). Он считал, что прежде всего нельзя согласиться с Ревердатто относительно одновозрастности широколиственных реликтов; этому явно противоречат факты. К тому же Ревердатто объединил различные по своему происхождению виды растений, полагая, что они мигрировали в указанное выше время, возможно, по долине р. Енисея из Монголии, а еще вероятнее — вдоль подножия Саянского хребта с востока. Ильин отмечает, что это противоречит мнению, высказанному самим же Ревердатто, о том, что в Монголии еще с миоцена были пустыни. Кроме того, нет данных, что некоторые из растений, приводимые Ревердатто, такие как *Festuca sylvatica* (Poll.) Vill., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Stachys sylvatica* L., *Epilobium montanum* L., *Circaea lutetiana* L., произрастают или когда-либо произрастали в Восточной Сибири и Монголии.

В своих определениях возраста широколиственных реликтов Сибири В. В. Ревердатто перекликается с Г. Э. Гроссетом, который полагал, что мнение о третичном возрасте термофильных лесных реликтов Сибири основано на ошибочных представлениях о климате плейстоцена. Приводя палеогеографические данные, Гроссет (1935, 1962) утверждает, что район реликтов широколиственной формации был охвачен ледниковым покровом как во время максимального, так и во время последнего оледенения. Следовательно, по его мнению, ареал липы в Кузнецком Алатау сформировался в среднем голоцене, а разрыв ареала произошел в позднем голоцене. Он не допускал, что в концепции покровного оледенения могут быть несоответствия фактам, которые уже накапливались к тому времени.

Изучая общую картину истории формирования широколиственных лесов европейской части СССР, Ю. Д. Клеопов (1941) затронул вопрос о возрасте реликтовой формации липняков Кузнецкого Алатау, отнеся его к плиоцену. Доказательством этого, по его мнению, является громадный размах дизъюнкций, измеряемых тысячами километров, и широкие голарктические связи. Показывая на целом ряде примеров сложные отношения ареалов некоторых неморальных видов, он пришел к выводу, что их никак нельзя объяснить упрощенной схемой миграции широколиственных лесов, которая рисуется некоторым авторам в виде единой широкой и мощной волны, разлившейся по нашей равнине в теплую и влажную климатическую эпоху постгляциала.

Противоречия в определении возраста широколиственных элементов сибирской тайги связаны в основном с различными представлениями о климате и растительности Зап. Сибири в четвертичном периоде. До сих пор у геологов нет единого мнения о количестве и продолжительности ледниковых эпох и мощности оледенений Горного Алтая.

В данной работе опорой нам послужили последние геологические исследования в предгорьях Алтая, проведенные в 1959—1961 гг. С. Ф. Дубинкиным и О. М. Адаменко (1968). Обобщив новый материал, полученный в результате этих работ, они пришли к твердому заключению, что в предгорьях Алтая нет никаких достоверных следов ледниковой деятельности. Авторы считают, что описанные различными исследователями «конечные морены либо остатки от их размыва», якобы характерные для перигляциальной зоны, диагностированы неверно, часто даже тенденциозно, без необходимого анализа фактического материала. Дубинкин и Адаменко с уверенностью относят предгорную зону Алтая к экстрагляциальной области.

Данные этих исследований наиболее полно отвечают представлениям о развитии растительного покрова исследуемой территории, возникающим на основании анализа его современного состава и распространения, с учетом реликтовых элементов флоры этой горной области.

Отсутствие палеоботанических данных по лихенофлоре Горной Шории затрудняет воссоздание истории ее развития на данной территории. Несмотря на это., я считаю возможным на основании анализа ареалов, генетических связей видов и эколого-ценологических данных выделить среди лишайников Горной Шории ряд реликтов, возраст которых отношу к плиоцену.

Прежде всего выделяется ряд реликтовых видов среди лишайников «липового острова» (Водопьянова, 1970). К таким видам относится *Anaptychia speciosa* (Wulf.) Massal., обитающая главным образом в долинах гор Приморского и Хабаровского краев, Забайкалья, Алтая и Урала (Окснер, 1940—1942). В Зап., Сред. и Южн. Европе этот вид рассеянно встречается в лесной области, в основном на коре лиственных пород, а также на покрытых мхом скалах (Lÿnge, 1935); на юге Голарктики он распространен в горах (Пахунова, 1956; Бархалов, 1957; Lepage, 1958), поднимаясь иногда на значительную высоту; известен также из Сев., Центр. и Южн. Америки (Fink, 1935; Imshaug, 1956; Toledo-Rizzini, 1956). А. Н. Окснер (1940—1942) в своей работе «Анализ и история происхождения лихенофлоры советской Арктики» отвел целую главу этим «живым ископаемым» (уточняющим имеющиеся данные и восполняющим недостающие детали в общей картине развития растительного мира). Вид *A. speciosa* он относит к наименее требовательным среди третичных реликтов и не строго привязанным к южным рефугиумам, поэтому во влажные и теплые периоды интергляциалов и постгляциалов такие виды расширяли далеко к северу свои ареалы, в условиях менее благоприятных ареалы их сокращались. По данным Окснера, высокие адаптивные способности *A. speciosa* обусловили его распространение в настоящее время и в смешанных лесах Белоруссии, и в южной полосе тайги бассейна рек Конды и Иртыша, и даже в лесах Якутии. Высокая жизненность данного вида еще раз опровергает точку зрения на всякий реликт как на вымирающий, неприспособленный вид.

К реликтовым видам исследуемого района относится *Leptogium cyanescens* (Hoffm.) Koerb., собранный в липняках у оснований стволов липы. В других местообитаниях этот вид найден на стволах рябины, в основании стволов кедра на горе Патын (500 м), а также на скалистых обнажениях по правому берегу р. Томи и по берегу Шаман-ручья возле пос. Теба. *L. cyanescens*, как и многие другие реликты, приурочен по преимуществу к наиболее влажным районам. Этот лишайник, который часто рассматривается как «океанический» вид (Suza, 1933; Degelius, 1935; Sulma, 1938), обнаруживает значительные разрывы в ареале, появляясь в основном после самых южных районов Европы (Degelius, 1935) и Кавказа (Бархалов, 1960, 1965; Инашвили, 1965) и огромной уральской и западносибирской дизъюнкции в Кузнецком рефугиуме и на Алтае, а затем после восточносибирского разрыва в ареале (кроме промежуточных пунктов Забайкалья) — в дальневосточных широколиственных и черневых лесах, на Камчатке, в Японии, Китае и в Гималаях; встречается он в Сев. Африке с островами, в Сев. Америке по ее восточному побережью от самых южных районов и далеко на запад (Degelius, 1935; Окснер, 1956; Lepage, 1958). За пределами Голарктики *L. cyanescens* обнаружен в Шри-Ланке (бывший Цейлон), в Индии, в Южн. Африке, в Южн. Америке, в Австралии, Океании и Новой Зеландии (Degelius, 1935; Окснер, 1956). Северная граница ареала вида проходит в Фенноскандии, где он спорадически встречается в горах.

«Живые свидетели» крупных широтных передвижений видов выделяются и в роде *Pertusaria*. Три из семи определенных на липе видов этого рода я отношу к плиоценовым реликтам широколиственных лесов данного района — это *P. globulifera* (Turn.) Massal., *P. henrici* (Harm.) Erichs. и *P. leptospora* Nitschke.

P. globulifera развивается в основном на лиственных деревьях, очень редко — на хвойных в светлых равнинных и горных лиственных лесах европейской части СССР (Томин, 1956), на Урале, Кавказе, в Зап Сибири (в Тюменской области, окрестностях г. Тобольска, в Омской области — Томин, 1956; Бархалов, 1957; Рябкова, 1965). Общее распространение — Европа, Сев. Америка (Калифорния), Южн. Америка, Новая Зеландия (Erichsen, 1936; Окснер, 1968). *P. globulifera* предпочитает более теплолюбивые породы, такие как дуб и граб, а в нижнем лесном поясе — большей частью бук и клен, что в известной мере служит подтверждением ее плиоценового возраста в Кузнецких липняках.

Pertusaria henrici растет преимущественно на коре лиственных деревьев, нередко на плодовых деревьях и крайне редко встречается на коре хвойных пород и на мхах (Erichsen, 1936; Макаревич, 1963). На территории СССР данный лишайник известен пока только из нескольких местонахождений, а именно из Литовской ССР, БССР и УССР (Карпаты и Крым), Кавказа (Макаревич, 1971) и далее после огромного уральского и западносибирского разрыва в ареале — из Кузнецких липняков.

Pertusaria leptospora Эриксен (Erichsen, 1936) и Альмборн (Almborn, 1948) считали типичным обитателем коры бука, несмотря на то что Альмборн находил этот вид и на коре дуба, ясеня и лещины. Географическое распространение этого лишайника изучено очень слабо. В СССР *P. leptospora* известен только из Эстонской ССР и БССР (Томин, 1956) и после громадной дизъюнкции — для липняков Горной Шории. Этот вид распространен также в Южн. Швеции, Дании, ГДР, ФРГ, Нидерландах, Франции (Harmand, 1905—1911; Erichsen, 1936; Almborn, 1948).

Особенно интересной, на мой взгляд, находкой на коре липы является *Phaeographis dendritica* (Ach.) Müll. Arg., который приводится для УССР (вероятно, по ошибке, как указывает Окснер), Сванетии (Sommier, Levier, 1900), Азербайджанской ССР (Окснер, 1948) и Эстонской ССР (Мережковский, 1913). *Ph. dendritica*, развивающийся на гладкой коре лиственных пород, главным образом бука и граба, является реликтом третичной флоры, тропогенным видом, обнаруживающим характерный разрыв ареала; он встречается, кроме Японии (Nakanishi, 1966), после огромной широтной дизъюнкции в южной и атлантической полосе Зап. Европы и на Кавказе и, кроме того, нашел приют в Кузнецком рефугиуме.

Третичным реликтом из сем. *Graphidaceae* является *Opegrapha cinerea* Chev., которая была известна из УССР (Карпаты и Прикарпатье, Макаревич, 1956). Этот вид Редингер (Redinger, 1938) считал представителем атлантического элемента. Общее распространение вида: Фенноскандия, Англия, Франция, Германия (в довоенных границах), СССР (УССР и Кузнецкий рефугиум), США (Флорида — Fink, 1935; Redinger, 1938; Макаревич, 1956; Водопьянова, 1970).

В «липовом острове» имеется изолированное местонахождение *Parmelia glabra* (Schaer.) Nyl., которая здесь растет на липе; обычно она обитает на коре лиственных деревьев невысоко в горах. Данные анализа ареала этого лишайника, его эколого-ценотическая характеристика позволяют отнести этот вид к третичным реликтам изучаемой территории.

В окрестностях пос. Теба на скалистых обнажениях северного склона горы Шаман и по правому берегу р. Томи в группировках с *Anaptychia speciosa*, *Physcia setosa*, *Nephroma laevigatum*, *N. parile* был найден *Pyxine endochrysoides* (Nyl.) Degel. Тропическую природу *Pyxine* легко обнаружить уже простым подсчетом тропических и субтропических форм этого рода, составляющих подавляющее большинство (Zahlbruckner, 1931; Lamb, 1963). Это в основном эпифитные, мезофильные виды. Разобщенность ареала *P. endochrysoides* крупнейшими дизъюнкциями (этот вид известен из Румынии, Закарпатья, Средней Азии, Алтая, Японии, Гавайских островов — Lynge, 1935; Окснер, 1948) позволяет с уверенностью отнести его к реликтам тургайской неморальной флоры.

В этом же районе и иногда даже на слоевище *P. endochrysoides* был обнаружен не менее интересный вид *Normandina pulchella* (Borr.) Nyl., единственный представитель рода *Normandina*. Этот лишайник, как правило, приурочен к странам с морским климатом в тропиках и субтропиках (Degelius, 1935; Toledo-Rizzini, 1956); он встречается также в умеренных областях на побережьях морей в Атлантической области. Поэтому данный вид некоторыми лихенологами (Suza, 1933; Degelius, 1935; Sulma, 1938, а позднее Poelt, 1962) был отнесен к океаническим видам. В СССР находки *N. pulchella* связаны только с рефугиальной полосой (Карпаты, Крым, Южн. и Сред. Урал, Алтай, Прибайкалье, Приморский край и некоторые районы Хабаровского края — Окснер, 1956; Макаревич, 1963); здесь она произрастает в долинах невысоких горных сооружений с повышенной влажностью воздуха. Эти находки не противоречат, на мой взгляд, выводам упомянутых выше исследователей об океанических лишайниках, которые указывают на решающее значение микроклимата в их распространении.

Подобное распространение имеет найденная на скалистых обнажениях в окрестностях пос. Теба *Parmelia perlata* (Huds.) Ach. Эта пармелия, которую Дегелиус (Degelius, 1935) отнес к субокеаническим видам, распространена в Европе в основном в горных условиях с повышенной влажностью, на коре лиственных пород, иногда переходит на покрытые мхом скалы (Макаревич, 1963). После разрыва в ареале *P. perlata* появляется на Кавказе, в Аджарии и в Талыше (Пахунова, 1956; Бархалов, 1957, 1960; Инашвили, 1965), затем после уральской и западносибирской дизъюнкции — в Кузнецком рефугиуме, а далее после восточносибирской дизъюнкции — в Хабаровском крае (Томин, 1926) и в Японии (Kurokawa, 1957).

На скалах, покрытых мхами, в окрестностях пос. Теба довольно часто встречались *Lobaria retigera* (Bory) Trev. и *Leptogium menziesii* Mont., растущие в тропиках и субтропиках только как эпифиты (Zahlbruckner, 1925). В СССР *L. retigera* распространена в Забайкалье и на Алтае (Томин, 1937; Рассадина, 1938; Окснер, 1946), а *L. menziesii* известен из Хабаровского края, Читинской области, из северо-восточного Китая (бывшая Маньчжурия) и Алтая (Томин, 1937; Окснер, 1940—1942). Произрастание этих видов в таких убежищах — территориях с большим количеством осадков, но все же достаточно суровых по климатическим условиям — привело к изменению их экологического облика. Переход с древесного субстрата обычно на затененные скалы, покрытые мхами, создавал теплолюбивым мезофильным видам более благоприятные условия влажности и тепла (Suza, 1933). Такое же изменение экологических требований, которое позволило закрепиться в довольно суровых климатических условиях, следует отметить у *Parmelia perlata* и *Anaptychia speciosa*.

В окрестносях пос. Теба в пихтово-березово-кедровом лесу горы Шаман в нижней части ствола пихты была обнаружена *Thelotrema lepadinum* Ach. Тропическое происхождение рода *Thelotrema* несомненно, так как из 144 известных для этого рода видов (Zahlbruckner, 1924; Lamb, 1963)[2] почти все приурочены к тропикам и субтропикам. *Th. lepadinum*, как правило, предпочитает влажные горные леса, встречаясь в основном на коре лиственных пород (Sulma, 1938; Окснер, 1956), однако иногда спускается и на равнины. В СССР этот вид известен из Прибалтики, БССР, УССР, Горьковской области, с Кавказа (Окснер, 1956; Томин, 1956; Макаревич, 1963), затем после уральской и западносибирской дизъюнкции из Кузнецкого рефугиума и далее с Дальнего Востока (Окснер, 1956). В Сев. Америке *Th. lepadinum* встречается лишь на атлантическом и тихоокеанском побережьях, а за пределами Голарктики растет в горных условиях в Африке, Южн. Америке, в Новой Зеландии (Окснер, 1956).

Не меньшие дизъюнкции имеет ареал лишайника *Menegazzia pertusa* (Schrank.) Stein, который относится к третичным реликтам Горной Шории. Пельт (Poelt, 1962) подчеркивает приуроченность его к горным влажным лесам, отмечая, однако, и нередкие равнинные местонахождения данного вида. В Европе *M. pertusa* известна из Фенноскандии, с Британских островов, Сред. и Южн. Европы, затем после разрыва в ареале встречается на Кавказе, Урале и далее после огромной широтной дизъюнкции — на Дальнем Востоке, в Китае, Японии; известна также из Сев. Америки, а за границами Голарктики — из Южн. Америки, Новой Зеландии, Тасмании, с о. Мадагаскар и с Гавайских островов (Томин, 1926; Motyka, 1960).

На скалах, покрытых мхами, была встречена в двух местонахождениях *Parmelia elegantula* (Zahlbr.) Räs., известная обычно как эпифит. В лихенологической литературе есть немало данных, касающихся изменения субстрата некоторыми лишайниками в периферийных частях ареала с депрессивными для них условиями существования. При этом лишайники способны переходить в другие микроэкотопы, позволяющие им существовать в не совсем благоприятной обстановке (Degelius, 1935; Окснер, 1946). Такое явление нередко наблюдается в Горной Шории, и *P. elegantula* — один из многочисленных примеров, некоторые из них приводятся выше. Распространение данного вида до последнего времени связывалось лишь с Зап., Сред. и Южн. Европой, с Кавказом, а также с Сев. Америкой; северная граница его ареала проводилась в самых южных частях Швеции (Almborn, 1948); в последнее время этот вид обнаружен на коре лиственницы в Монголии (Schubert, Klement, 1971). Большие разрывы в ареале, а также изменение микроэкотопа позволяют высказать предположение, что *P. elegantula* может быть отнесен к третичным реликтам Горной Шории.

Ramalina asahinana Zahlbr. собрана на стволе осины в окрестностях пос. Мыски в пойме р. Мрас-Су и на стволе ивы длиннолистной в окрестностях пос. Центрального по левому берегу р. Амзасс. Этот вид встречается в Японии (Zahlbruckner, 1930), на Дальнем Востоке (Окснер, 1928), в Зап. Сибири (окрестности г. Новокузнецка по р. Томи — см. Томин, 1937), а также в Кузнецком рефугиуме, в Грузинской ССР и Азербайджанской ССР (Бархалов, 1960; Инашвили, 1965). Заслуживает внимания то, что западносибирские местонахождения *R. asahinana* связаны с повышенной влажностью; они отмечены в непосредственной близости от рек, оказывающих умеряющее влияние на климат прилегающей местности.

---

[2] По Грумманну (Grummann, 1963), род *Thelotrema* содержит 138 видов.

Теплолюбивый и мезофильный лишайник *Sticta limbata* Ach. был найден на скалах в окрестностях пос. Теба в группировке с *Nephroma laevigatum*, *N. isidiosum*, *Parmelia elegantula*. Этот вид известен из субтропических и умеренных областей Европы (Zahlbruckner, 1925; Räsänen, 1931), из Сев. Америки (Fink, 1935). *S. limbata*, по всей вероятности, будет обнаружена и на Дальнем Востоке; тогда станет возможным объяснить голарктическую связь фрагментов ареала данного вида между Сев. Америкой и Кузнецким рефугиумом обменом видами между Америкой и Вост. Азией[3] в период широкого расселения тургайской флоры по материковому мосту, существовавшему на месте Берингова моря и пролива.

Проблема сохранения лишайников в рефугиумах и не подвергавшихся оледенению областях представляет большой интерес. Количество переживших ледниковый период видов немалочисленно, что доказано целым рядом исследователей (Suza, 1933, 1947; Окснер, 1934, 1940—1942; Degelius, 1935, и др.). Так называемые океанические виды подробно рассматривали в связи с этой проблемой Дегелиус (Degelius, 1935) для Скандинавии и Суза (Suza, 1933) для Карпат; они указывали на решающее значение микроклимата в континентальных районах. По мнению Пельта (Poelt, 1963), ледниковый период, очевидно, уничтожил в европейской лишайниковой флоре те виды третичной флоры лиственных лесов, которые не обладали вегетативными диаспорами и размножались исключительно аскоспорами. Такие формы, считает он, еще многочисленны в Вост. Азии и Америке, но отсутствуют в Европе или отходят здесь в рефугиальные области на юге и на западе.

Таким образом, для Кузнецкого рефугиума обнаружено 18 новых реликтов неморальной флоры: *Anaptychia speciosa*, *Leptogium cyaneascens*, *Pertusaria globulifera*, *P. henrici*, *P. leptospora*, *Phaeographis dendritica*, *Opegrapha cinerea*, *Pyxine endochrysoides*, *Normandina pulchella*, *Parmelia perlata*, *Lobaria retigera*, *Leptogium menziesii*, *Thelotrema lepadinum*, *Ramalina asahinana*, *Sticta limbata*, возраст которых определяется плиоценовым временем. Данный список далеко не исчерпывает всего богатства реликтовых видов лишайников этого района, и дальнейшие, более тщательные исследования позволят, по всей вероятности, пополнить его.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И., М. Н. Смирнов. (1931). Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. — Бархалов Ш. О. (1957). Предварительный список лишайников Талыша. Тр. Инст. бот. АН Аз. ССР, 20. — Бархалов Ш. О. (1960). Лишайники из Кусарского района Азербайджана. Тр. Инст. бот. АН Аз. ССР, 22. — Бархалов Ш. О. (1965). Лишайники сем. коллемовых (*Collemataceae*) Азербайджана. В кн.: Вопросы экспериментальной ботаники АН Аз. ССР. Баку. — Водопьянова Н. В. (1970). Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 5. — Вульф Е. В. (1941). Понятие о реликте в ботанической географии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — Гроссет Г. Э. (1935). О возрасте реликтовой флоры равнинной европейской части СССР. Землеведение, 37, 3. — Гроссет Г. Э. (1962). Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюлл. МОИП, отд. биол., 17, 3. — Дарвин Ч. (1896). Происхождение видов путем естественного отбора. — Дубинкин С. Ф., О. М. Адаменко. (1968). Спускались ли четвертичные ледники Горного Алтая в районы его предгорий? В кн.: Кайнозой Западной Сибири, Новосибирск. — Ильин М. М. (1940). [*Рец.*] В. В. Ревердатто. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. Сов. бот., 5—6. — Ильин М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — Инашвили Ц. Н. (1965). Распределение листоватых и кустистых лишайников по вертикали в долине р. Арагвы (Грузия). Матер. Закавк. конф. по споров. раст. Баку. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — Коржинский С. И. (1894). Следы древней растительности на Урале. Изв. Акад. наук, 1. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Криштофович А. Н. (1935). Открытие третичной флоры близ Архангельска. Природа, 2. — Крылов П. Н. (1891). Липа на предгорьях Кузнец-

---

[3] Так предполагают некоторые исследователи.

кого Алатау. Изв. Томск. унив., 1. — Крылов П. Н. (1905). Эндемизм Алтайской флоры. — Крылов П. Н. (1908—1914). Флора Алтая и Томской губернии. I—VII. — Лавренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Ж. Русск. бот. общ., 4, 15. — Макаревич М. Ф. (1956). Графідові — *Graphidaceae*. В кн.: А. М. Окснер. Флора лишайників України, I. — Макаревич М. Ф. (1963). Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. — Макаревич М. Ф. (1971). Сем. *Pertusariaceae* — Пертузариевые. В кн.: Определитель лишайников СССР, 1. — Мережковский К. С. (1913). Список лишайников Прибалтийского края. Уч. зап. Казанск. унив., 80, 10. — Окснер А. М. (1928). Нові для СРСР та рідкі види обрісників. Вісн. Київськ. бот. саду, 4. — Окснер А. М. (1934). Реликтові обрісники з Далекого Сходу. Вісн. Київськ. бот. саду, 17. — Окснер А. Н. (1940—1942). Анализ и история происхождения лихенофлоры советской Арктики. Докт. дисс. Киев. — Окснер А. Н. (1946). Неморальный элемент в лихенофлоре советской Арктики. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 2. — Окснер А. М. (1948). Маловідомі й нові для СРСР лишайники. Бот. ж. АН УРСР, 5, 2. — Окснер А. М. (1956, 1968). Флора лишайників України, I и II. — Пахунова В. Г. (1956). Лихенофлора Рача-Лечхуми. Тр. Тбилисск. Бот. инст. АН Груз. ССР, 18. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 15. — Попов М. Г. (1953). О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 6. — Рассадина К. А. (1938). Материалы к флоре лишайников Алтая. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споровые растения, 5. — Ревердатто Л. Ф. (1925). К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. Изв. Томск. гос. унив., 75. — Ревердатто В. В. (1940). Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. Сов. бот., 2. — Рябкова К. А. (1965). Лихенологический очерк северо-восточного склона «Денежкин Камень». Бот. ж., 50, 1. — Томин М. П. (1926). Список лишайников Южно-Уссурийского края. Изв. Южно-Уссур. отд. Гос. Русск. геогр. общ., 12. — Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. — Томин М. П. (1956). Определитель корковых лишайников европейской части СССР (кроме Крайнего Севера и Крыма). — Шишкин Б. К. (1938). [Выступление]. Тезисы совещ. по истории флоры и растит. СССР. Сов. бот., 5—6. — Almborn O. (1948). Distribution and ecology of some south Scandinavian Lichens. Bot. Notiser, Suppl., 1, 2. — Degelius G. (1935). Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. Acta Phytogeogr. Suec., 7, Uppsala. — Erichsen C. F. E. (1936). *Pertusariaceae*. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, 5, 1. — Fink B. (1935). The lichen flora of the United States. — Grummann V. (1963). Catalogus lichenum Germaniae. — Harmand J. (1905—1911). Lichens de France. Catalogue Systematique et Descriptif. — Imshaug H. A. (1956). Catalogue of Central American lichens. Bryologist, 59, 2. — Kurokawa S. (1957). Lichens of Simokita Peninsula. Misc. Repts Res. Inst. Natur. Resources, 43—44. — Lamb J. M. (1963). Index nominum lichenum. — Lepage E. (1958). Premier supplément au catalogue des lichens du Québec. Naturaliste canad., 85, 8—9. — Lynge B. (1935). *Physciaceae*. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flöra von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, 6, 1. — Motyka J. (1960). Porosty (*Lichenes*) 5, 1. — Nakanishi M. (1966). Taxonomical studies on the Family *Graphidaceae* of Japan. J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, 2, 11, 1. — Poelt J. (1962). Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. Mitteilungen d. Bot. Staatssammlung München, 4. — Poelt J. (1963). Flechtenflora und Eiszeit in Europa. «Phyton», Ann. Rei Bot., 10, 3—4. — Räsänen V. (1931). Die Flechten Estlands. — Redinger K. (1938). Familie *Graphidaceae*. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, 2, 1. — Schubert R., O. Klement. (1971). Beitrag zur Flechtenflora der Mongolischen Volksrepublik. Fed. Repert., 82. — Sommier S., E. Levier. (1900). Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum. Acta Horti Petropolitani, 16. — Sulma T. (1938). O rozmieszczeniu niektórych oceanicznych i kilku innych porostów w Polsce i Rumunii. Acta Soc. Bot. Poloniae, 15, 2. — Suza J. (1933). Ozeanische Züge in der epiphytischen Flechtenflora der Ost-Karpathen (ČSR), bzw. Mitteleuropas. Věstn. Kral. Česke Společn. Nauk, Praha. — Suza J. (1947). Das arktische Element als Glazialrelikt in der Flechtenflora der alpinen Vegetationstufe der West-Karpathen (ČSR), bzw. Mitteleuropas. Věstn. Společn. Nauk, Cl. math.-nat. — Toledo-Rizzini C. (1956). Flora Organensis. *Lichenes*. Rev. brasil. biol., 16, 4. — Zahlbruckner A. (1924, 1925, 1930, 1931). Catalogus Lichenum Universalis, 2, 3, 6, 7.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
г. Новосибирск.

Получено 14 VI 1976.

SUMMARY

The present paper considers different trends in solution of the relic problem, connected with different definition of age and origin of relic elements. On the basis of the analyses of areas, genetic relations of species and ecologo-coenological data the author distinguishes eighteen relic species in lichen flora of Gornaja Schoria, all pliocene old.

УДК 581.4 : 581.3[581.43+581.446.2]582.951.4

И. Б. Сандина

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ У ВИДОВ *SCOPOLIA* JACQ. *(SOLANACEAE)*

I. B. SANDINA. PECULIARITIES OF STRUCTURE AND FORMATION OF UNDERGROUND ORGANS IN SPECIES OF *SCOPOLIA* JACQ. (*SOLANACEAE*)

Рассмотрены особенности формирования подземных органов 5 видов *Scopolia* Jacq. По структуре подземных органов виды подразделяются на стеблекорневые и короткокорневищные. У последних в процессе онтогенеза стержневой корень превращается в стеблекорень, а затем возникает короткокорневищная структура. Это отражает основные этапы филогенетического развития подземных органов данной группы видов. Подземные органы *S. sinensis* Hemsl. отличаются своеобразием структуры, что указывает на обособленность положения этого вида в системе рода.

Виды рода *Scopolia* Jacq. представляют значительный интерес как растения, содержащие тропановые алкалоиды — атропин, гиосциамин и скополамин, широко используемые в медицине. Кроме того, виды скополии являются третичными реликтами, изучение которых поможет расширить наши представления о филогенетических взаимоотношениях и основных направлениях эволюции в пределах сем. *Solanaceae*.

В обработке М. Н. Семеновой (1955) род *Scopolia* Jacq. подразделен на три ряда: I. Ser. *Carniolicae*, куда относятся 3 вида — *S. carniolica* Jacq., *S. japonica* Maxim. и *S. parviflora* (Dun.) Nakai; II. Ser. *Intermedia* с единственным представителем *S. sinensis* Hemsl.; III. Ser. *Anisodus* с 3 видами: *S. stramonifolia* (Wall.) Semenova, *S. tangutica* Maxim. и *S. mariae* (Pasch.) Semenova.[1]

Виды скополии по классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) можно отнести к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Это многолетние, многократно плодоносящие травы. Надземные удлиненные части побегов отмирают в конце вегетационного периода; их подземные части функционируют как органы возобновления и запаса в течение многих лет.

В связи со всем сказанным сравнительное изучение строения и формирования подземных органов у представителей рода *Scopolia* имеет существенное значение. Специальных работ, посвященных этому вопросу, немного. В их числе работы П. Д. Мельничук (1961) и В. П. Киселева (1969) по морфологии и анатомии корней скополий карниолийской и гималайской, а также исследование И. Л. Крыловой (1973), посвященное морфологии надземных и подземных органов различных видов скополии. Наибольший интерес, с нашей точки зрения, представляет последняя работа, где автор пытается рассматривать структурные особенности видов *Scopolia* в эволюционном аспекте. Однако их подземные органы в этой статье освещены слишком кратко.

---

[1] М. Н. Семенова высказывает сомнение относительно видовой самостоятельности *S. parviflora* и *S. mariae*, а *S. caucasica* Kolesnik. рассматривает как синоним *S. carniolica* Jacq.

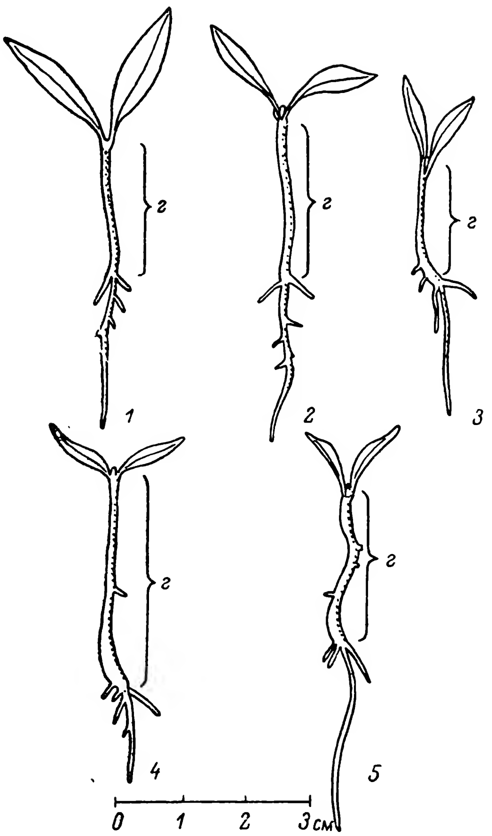


Рис. 1. Проростки видов *Scopolia* недельного возраста.

1 — S. tangutica, 2 — S. stramonifolia, 3 — S. sinensis, 4 — S. carniolica, 5 — S. caucasica, г — гипокотиль.

В настоящей работе изложены результаты сравнительного изучения подземных органов 5 видов скополии: тангутской *S. tangutica*, гималайской *S. stramonifolia*, китайской *S. sinensis*, карниолийской *S. carniolica* и кавказской *S. caucasica*.

Материалом для исследования послужили проростки и растения разного возраста выращиваемые в условиях культуры на научно-опытной станции Ботанического института АН СССР (Отрадное, Приозерский р-н, Ленинградская обл.). Растения скополий тангутской и китайской были выращены из семян ленинградской репродукции, скополии гималайской — из семян лейденской (Нидерланды) и белградской (Югославия) репродукций. Исходным материалом для изучения скополий кавказской и карниолийской послужили живые растения, пересаженные из естественных мест произрастания (Кавказ и Закарпатье), и их семенное потомство.

Ранние этапы формирования подземных органов у видов скополии имеют много общего. У проростков до 2—3-недельного возраста хорошо выражены гипокотиль и главный корень, граница между которыми обозначена довольно четко. Гипокотиль отличается от корня вдвое большим диаметром и цветом. Верхняя часть его зеленоватая и у большинства проростков с более или менее интенсивной антоциановой окраской. Исключение представляет скополия китайская, у проростков которой антоциан полностью отсутствует и верхняя часть гипокотиля у них яблочно-зеленого цвета. Нижняя часть гипокотиля у всех проростков белая в отличие от корня, который имеет бледно-песочный цвет.[2]

У проростков скополий тангутской и гималайской образуются только боковые корни на главном корне ниже гипокотиля; для проростков скополий китайской, карниолийской и кавказской характерно образование также гипокотильных корней (рис. 1).

Вследствие вторичного роста гипокотиля и корня в толщину на первичной коре появляются продольные трещины; она постепенно облитерируется и гипокотиль сливается с основанием главного корня. В результате образуется единый орган, который обычно называют корнем, правильнее было бы обозначить его термином «гипокотилекорень».

Взрослые особи изучаемых видов значительно различаются по морфологии подземных органов. Скополии тангутская, гималайская и китайская являются стеблекорневыми растениями, а кавказская и карниолийская — короткокорневищными.

---

[2] Здесь и далее названия цветов даны по шкале А. С. Бондарцева (1954).

Для характеристики подземных органов растений 1-й группы вполне подходит термин «стеблекорень», предложенный Ал. А. Федоровым и др. (1962). Во-первых, потому, что система главного корня, вернее гипокотилекорень, у этих видов функционирует в течение всей жизни растений; во-вторых, над его основанием у этих видов сохраняются подземные части побегов разных лет вегетации, т. е. формируется каудекс.[3]

Скополии гималайская и тангутская по структуре подземных органов очень близки (рис. 2, *А*, *Б*). Стеблевые части их представлены обычно укороченными и утолщенными основаниями ортотропных побегов разных лет вегетации с многочисленными почками возобновления. Почки ориентированы вертикально, и побеги, начиная с первых этапов подземного роста, формируются как ортотропные.

Побеги текущего года не имеют придаточных корней, но на многолетних частях каудекса последние образуются. В конце вегетационного периода несколько выше основания побегов закладывается отделительный слой, по линии которого побеги легко обламываются.

Размеры и форма стеблевых частей стеблекорня зависят от возраста растений, уровня закладки отделительного слоя и длины нижних междоузлий побегов.

В 1-й год жизни растения, как правило, образуют только один побег. Осенью в основании побега закладывается отделительный слой, по линии которого побег обламывается (рис. 3, *I*, *II*). После отпадения побега от него остается «след» в виде углубления воронковидной или блюдцевидной формы (рис. 3, *б*), по краям которого располагаются 2 почки семядольного узла (рис. 3, *а''*). Последние формируются как инновационные почки, обеспечивающие возобновление растений весной 2-го года вегетации (рис. 3, *а''''*).

Особенности формирования почек возобновления ювенильных особей скополии тангутской были освещены ранее (Александрова, Сандина, 1965). Здесь следует только напомнить, что уже на первых этапах формирования почки, когда она состоит только из конуса нарастания и двух пар кроющих чешуй — наружных и внутренних, в пазухах наружных кроющих чешуй возникают меристематические бугорки; они постепенно формируются как почки возобновления 3-го года вегетации (рис. 3, *а—а'''*). Аналогичный путь развития проходят почки возобновления и в последующие годы.

Таким образом, каждая почка проходит обычно двухлетний цикл развития. Одновременно с формированием материнской почки в пазухах ее чешуй образуются дочерние. Пазушные почки наружных кроющих чешуй обычно рано обособляются от материнской почки и развиваются как коллатеральные (рис. 3, *а''*, *а'''*). Иногда наблюдается преждевременное (прекурзивное) развитие дочерних почек, которые по своим размерам и развитию почти догоняют исходную материнскую. В результате образуется «ветвистая» почка, дающая одновременно несколько побегов (рис. 3, *г*). При этом дочерние почки успевают пройти все этапы своего развития за один год в отличие от материнской, прошедшей двухлетний цикл развития. За счет ускоренного развития коллатеральных почек число побегов у растений может значительно увеличиваться.

Отделительный слой в основании побега к концу 1-го и 2-го года вегетации растений закладывается обычно на уровне 2-го или 3-го узлов снизу; в результате в состав каудекса включается укороченная часть побега с двумя или тремя почками возобновления (рис. 3, *в*). С увеличением возраста растений намечается тенденция смещения уровня закладки отделительного слоя на узлы более высокого порядка, что приводит к формированию многоглавого каудекса и к увеличению числа почек возобновления (рис. 3, *III*), причем часть почек в течение нескольких лет может оставаться в спящем состоянии, представляя собой резервные почки растения.

---

[3] Термин «каудекс» принят в понимании И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (1965) для обозначения стеблевых частей стеблекорня.

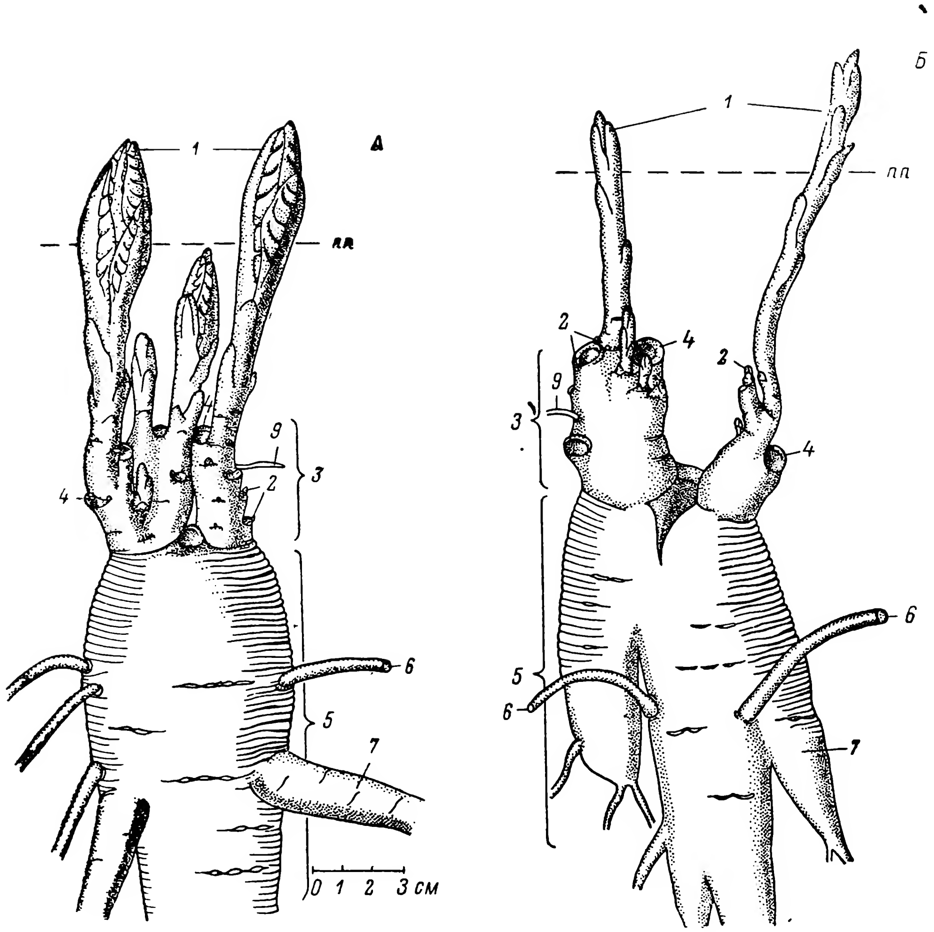


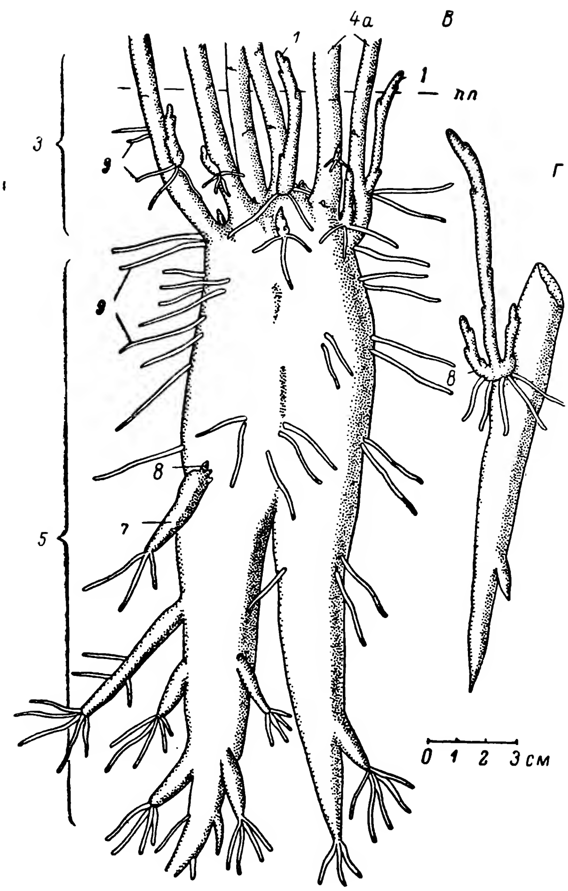
Рис. 2. Подземные органы стеблекорневых видов *Scopolia* в период отрастания побегов, 22—30 V.

А — *S. stramonifolia*, *Б* — *S. tangutica*, *В* — *S. sinensis*, *Г* — образование почек возобновления на корнях *S. sinensis* после отмирания материнской особи. *1* — почки возобновления текущего года, *2* — почки возобновления следующих лет вегетации, *3* — стеблевая часть стеблекорня (каудекс), *4* — «следы» отмирания побегов, *4а* — полузасохшие побеги прошлых лет вегетации, *5* — гипокотилекорень, *6* — корень шнуровидного типа, *7* — боковой корень, *8* — корнеотпрысковые почки, *9* — придаточные корни; *пп* — поверхность почвы.

Следовательно, у скополии тангутской с возрастом намечается тенденция увеличения длины ежегодных приростов каудекса. Кроме того, необходимо подчеркнуть разновозрастный характер каудекса в разных его участках.

Аналогичным путем происходит формирование каудекса и у скополии гималайской, но удлиненный ветвистый каудекс у особей этого вида встречается как исключение. Для них более характерен укороченный расширенный каудекс, на котором в определенном порядке располагаются воронковидные углубления — следы опавших побегов. На месте «воронки» от побега 1-го года вегетации часто начинается естественная партикуляция — постепенное отмирание тканей, что иногда приводит к распадению особи на несколько экземпляров. У скополии тангутской также наблюдается частичная партикуляция подземных органов, но корни обычно не теряют своей целостности даже у многолетних экземпляров.

Отличительными признаками подземных органов скополий тангутской и гималайской являются размеры ежегодных приростов каудекса, различная степень сформированности почек возобновления в период весеннего отрастания побегов и окраска корней. У скополии тангутской в большей степени, чем у гималайской, выражена тенденция образования многоярусного мясистого каудекса, напоминающего по форме вертикальное разветвленное корневище.



В период весеннего отрастания растений в почках возобновления скополии тангутской сформирована полностью не только вегетативная, но и репродуктивная сфера побега. Помимо зачатков листьев, на укороченной главной оси побега и терминального цветка в почке заложены симподии I—III порядков, которые в свою очередь также заканчиваются цветками. У скополии гималайской в почке возобновления к моменту выхода ее на поверхность почвы сформирована только вегетативная часть побега. Зачатки цветков в отличие от скополии тангутской у нее начинают появляться только в период надземного роста побега.

Корни скополии тангутской снаружи бурые, на срезе белые с радиальными лучами бледно-песочного цвета, на воздухе постепенно темнеющими. У скополии гималайской наружная кора корня орехового цвета, поперечный разрез корня — соломенно-желтый.

Скополия китайская отличается от других видов этого рода своеобразием структуры и формирования подземных органов. Они представляют собой погруженный многоглавый стеблекорень, у которого стеблевая часть состоит из полузасохших остатков побегов разных лет вегетации. Почки возобновления закладываются не только в основании побегов, как у других видов скополии, но также на гипокотиле и на боковых корнях (рис. 2, *В*, *Г*). Следовательно, скополия китайская в отличие от других представителей этого рода является корнеотпрысковым растением.

В период весеннего отрастания нижние междоузлия почек возобновления значительно вытягиваются, а верхние остаются сближенными. Верхние листья благодаря почкообразному сложению плотно прикрывают конус нарастания. С выходом побега на поверхность почвы в конусе нарастания начинается формирование цветка (завершающего главную ось) и боковых симподиальных осей I и II порядков также с зачатками цветков на верхушке.

Главный корень стержневого или пальчато-стержневого типа. Кора корня покрыта глубокими продольными трещинами. Поперечная складчатость в основании корня не выражена, чечевички отсутствуют. Снаружи корни табачно-бурого цвета, на поперечном разрезе — бледно-песочные или палевые. Боковые корни обычно сосредоточены вблизи верхушки главного. Придаточные корни образуются на всех подземных частях растения, включая побеги текущего года вегетации; они интенсивно ветвятся, образуют густую сеть тонких всасывающих корешков и ежегодно обновляются. Число порядков ветвления корневой системы выше, чем у других видов скополии. Зимующие корни шнуровидного типа отсутствуют.

В условиях Ленинградской области в отдельные годы наблюдается частичное или полное отмирание растений при перезимовке. В случае

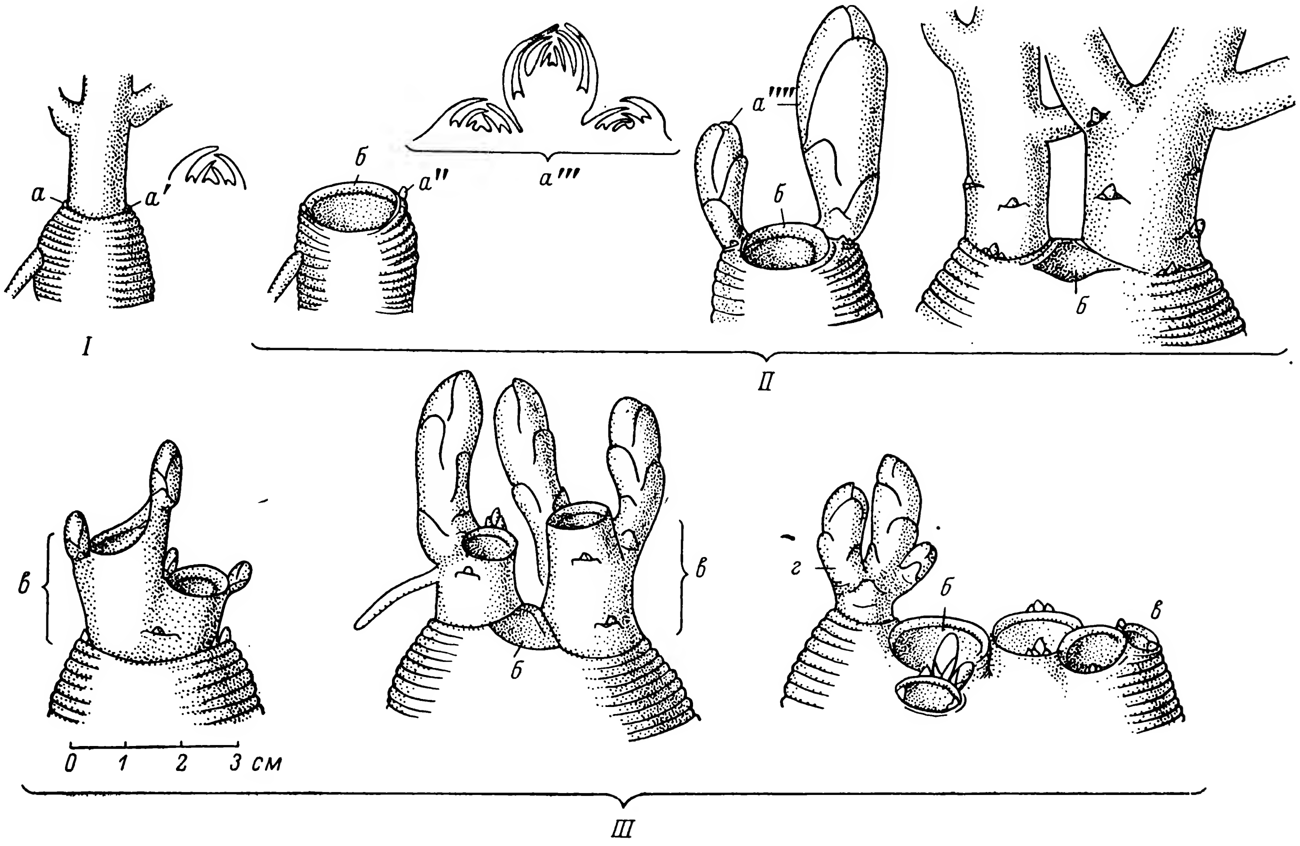


Рис. 3. Формирование почек возобновления у особей *S. tangutica* первого (*I*), второго (*II*) и третьего (*III*) года жизни.

а — семядольные почки осенью 1-го года жизни; *а′* — то же, ×56; *а″* — они же весной 2-го года жизни; *а‴* — то же, ×56; *а⁗* — почки возобновления в период весеннего отрастания; *б* — «след» побега 1-го года жизни; *в* — каудекс вместе с почками возобновления (стеблевые части у разных особей выражены в разной степени); *г* — ветвистая почка возобновления.

гибели основания главного корня отрастание новых побегов происходит за счет отпрысковых почек, закладывающихся на его боковых ответвлениях. Партикуляция у этого вида выражена в большей степени, чем у предыдущих. Часто наблюдается распадение растений на несколько дочерних особей.

Короткокорневищные виды — скополии карниолийская и кавказская — на стадии проростка, подобно другим видам скополии, имеют хорошо развитый главный корень, который у отдельных экземпляров может функционировать в течение 2—3 лет, а затем отмирает, заменяясь системой придаточных корней. Таким образом, в процессе онтогенеза растений структура подземных органов проходит последовательные этапы развития от стержневого корня к стеблекорню, если сохраняется непосредственная связь подземных стеблевых частей (корневища) с системой главного корня, и, наконец, к настоящему корневищу, когда эта связь нарушается.

Многолетние экземпляры этих видов после отмирания главного корня живут за счет придаточных корней. Нарастание корневища происходит гипогеогенно и симподиально. Побеги текущего года вегетации не укореняются. В конце вегетационного периода в основании побегов закладывается отделительный слой, по линии которого они обламываются целиком. В состав корневища включаются междоузлия, расположенные ниже уровня заложения отделительного слоя.

В условиях естественного произрастания особи этих видов образуют удлиненные плагиотропные корневища дорзовентрального строения. На конце такого корневища, как правило, ежегодно трогается в рост только одна почка возобновления, и рост корневища происходит чаще всего в одном из радиальных направлений. На спинной стороне корневища четко очерчены следы отмирания монокарпических побегов разных лет вегетации, а от брюшной стороны отходят многочисленные придаточные корни шнуровидного типа, утолщенные более или менее равномерно на всем протяжении своей длины и имеющие 2—3 мм в диаметре (рис. 4, *А*).

Иная форма корневища образуется при выращивании особей этих видов в условиях культуры. При оптимальных условиях питания, влажности и освещенности инновационная зона растений увеличивается, на корневище ежегодно образуется и трогается в рост большое число почек возобновления. В результате корневище формируется как сильно разветвленная, многовершинная и многоярусная структура. Придаточные корни утолщаются и наряду с корневищем превращаются в запасающие органы (рис. 4, *Б*, *В*). Такой тип структуры подземных органов Крылова (1973) рассматривает как образование, гомологичное каудексу. Своей компактной формой, характером нарастания и взаимного расположения отдельных разновозрастных частей подобное корневище действительно близко к каудексу скополии тангутской. Единственным существенным отличием последнего является его непосредственная связь с системой главного корня.

Скополии кавказская и карниолийская отличаются друг от друга по длине ежегодных приростов корневища, по размерам почек возобновления и их окраске, по интенсивности ветвления корневой системы и окраске корней. В одинаковых условиях выращивания второй вид имеет более длинные годичные приросты корневища и более разветвленную корневую систему. Почки возобновления скополии карниолийской к концу вегетационного периода крупные (до 2 см и более в длину), нижние междоузлия их значительно вытянуты, в пазухах чешуевидных листьев заложены дочерние почки, а в основании побега — зачатки корешков (рис. 4, *В*). Иногда основание почки значительно вытягивается, образуя вертикальное корневище. Почки возобновления скополии кавказской к концу вегетационного периода мелкие (не более 0.3—0.5 см длины) с очень укороченными междоузлиями и сближенными чешуями (рис. 4, *Б*).

В период весеннего отрастания инновационные почки этих видов имеют почти одинаковые размеры и отличаются только по соотношению числа

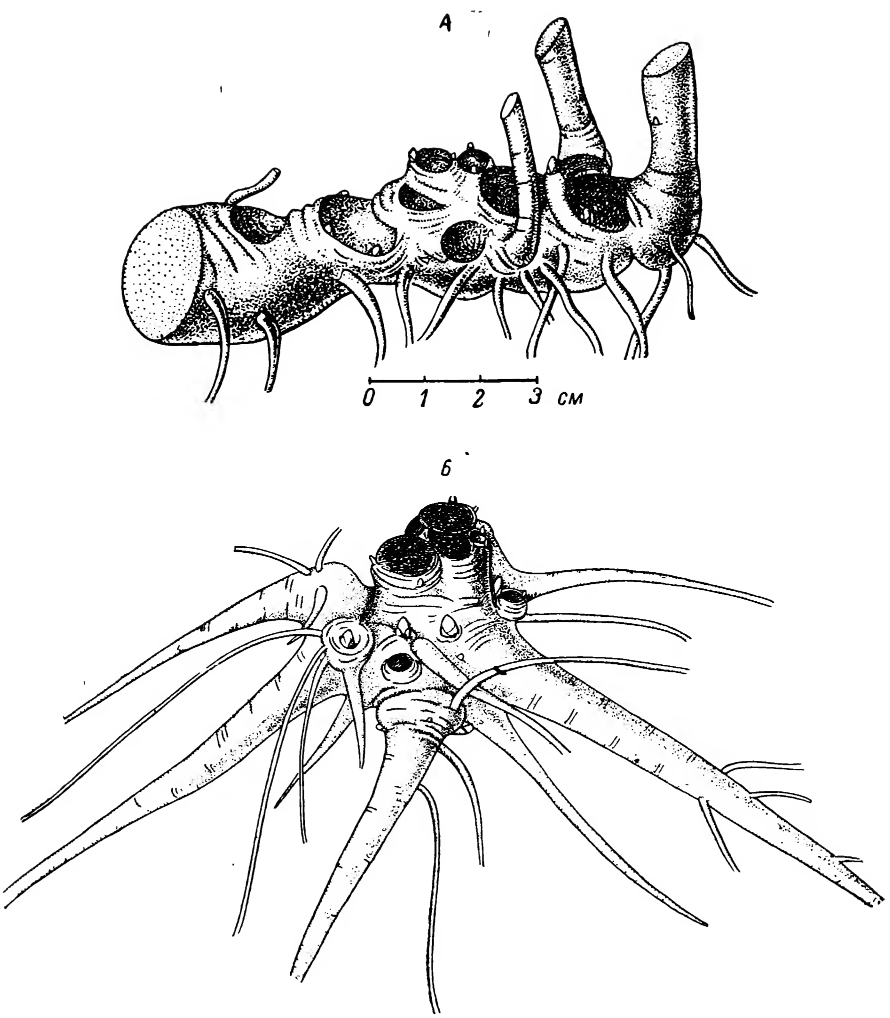


Рис. 4. Подземные органы короткокорневищных видов *Scopolia*.

А — *S. caucasica* из естественных мест произрастания, Сев. Кавказ; *Б* — она же в условиях культуры, через 2 года после пересадки растений; *В* — *S. carniolica* в условиях культуры через 2 года после пересадки из естественных мест произрастания.

чешуй и чешуевидных листьев.[4] У скополии кавказской в почке насчитывается 11—12 кроющих чешуй буроватого цвета, 7—8 чешуевидных листьев, интенсивно окрашенных антоцианом в сливяной или сливяно-черный цвет, и 5—6 зеленых листьев. Главная ось заканчивается терминальным цветком, ниже которого заложены оси 2-го порядка, также завершающиеся зачаточными цветками. Как правило, в почке в зачаточной форме представлены оси и цветки и более высоких порядков. У скополии карниолийской в период весеннего отрастания на укороченной оси почки возобновления располагаются 7—8 кроющих чешуй, столько же чешуевидных листьев и столько же зеленых листьев. Почечные чешуи снаружи желтовато-серого или бледно-песочного цвета, внутренняя поверхность их беловатая. Чешуевидные листья неравномерно окрашены антоцианом в светло-сиреневый цвет.

Корни скополии карниолийской снаружи бледно-песочного или орехового цвета, на срезе — палевые. У скополии кавказской наружная кора корня табачно-бурого или бистрового цвета, на поперечном разрезе корень желтоватый с темно-кремовыми радиальными лучами.

---

[4] Чешуевидные листья в отличие от обычных имеют слабо развитую проводящую систему, а почечные чешуи полностью лишены жилкования.

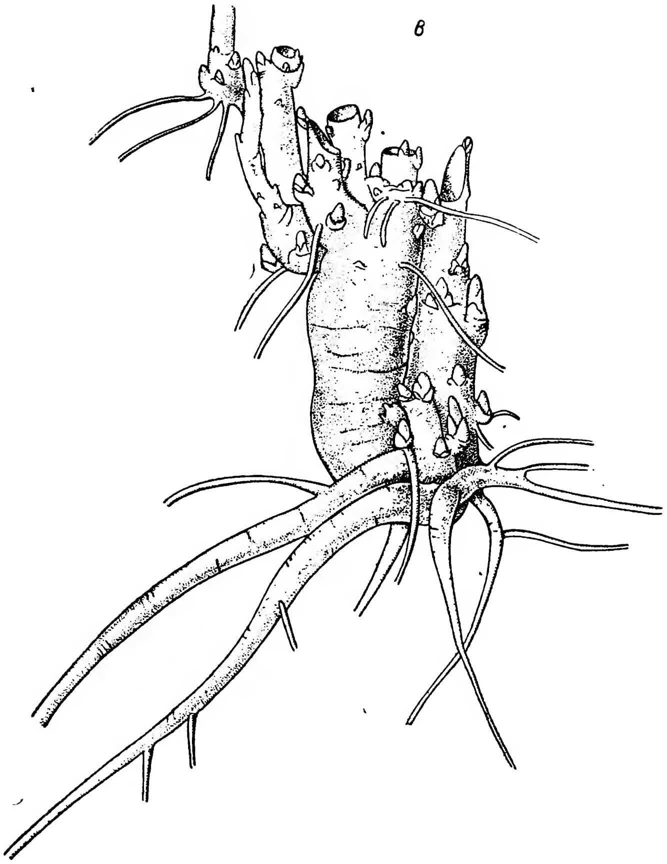


Рис. 4 (*продолжение*).

Кроме того, скополия кавказская отличается от карниолийской более рельефными, утолщенными чечевичками. Они округлой или овальной формы, располагаются в виде цепочек, вытянутых в поперечном направлении, почти белые и поэтому четко выделяются на темном фоне коры.

В онтогенезе скополий кавказской и карниолийской можно проследить все последовательные этапы формирования подземных органов от стержневого корня к стеблекорню, а затем к короткокорневищному типу, что, по-видимому, является отражением основного направления эволюции подземных органов у представителей рода *Scopolia* (рис. 5).

В ходе индивидуального развития подземных органов у изучаемой группы растений достаточно хорошо выражены две тенденции. Одна из них — превращение главного корня вместе с гипокотилем в основной орган запаса пластических веществ, необходимых растению для ежегодного возобновления и развития (скополии тангутская и гималайская). Вторая — сокращение длительности жизни главного корня; функция запаса и возобновления переходит к специализированным подземным частям побегов (скополии кавказская и карниолийская). По-видимому, эти же тенденции были основными и в ходе эволюционного развития данных видов.

Из короткокорневищных видов наиболее продвинутой структурой подземных органов обладает скополия карниолийская. Для нее характерны бóльшая интенсивность темпов роста подземных частей, большее число почек возобновления, более ранняя их дифференциация и более длинные годичные приросты корневища по сравнению со скополией кавказской.

Короткокорневищная структура подземных органов у видов скополии обладает значительной пластичностью и способностью к нарастанию по каудексовому или по корневищному типу в зависимости от условий роста и развития. Корневища и каудексы видов скополии близки между

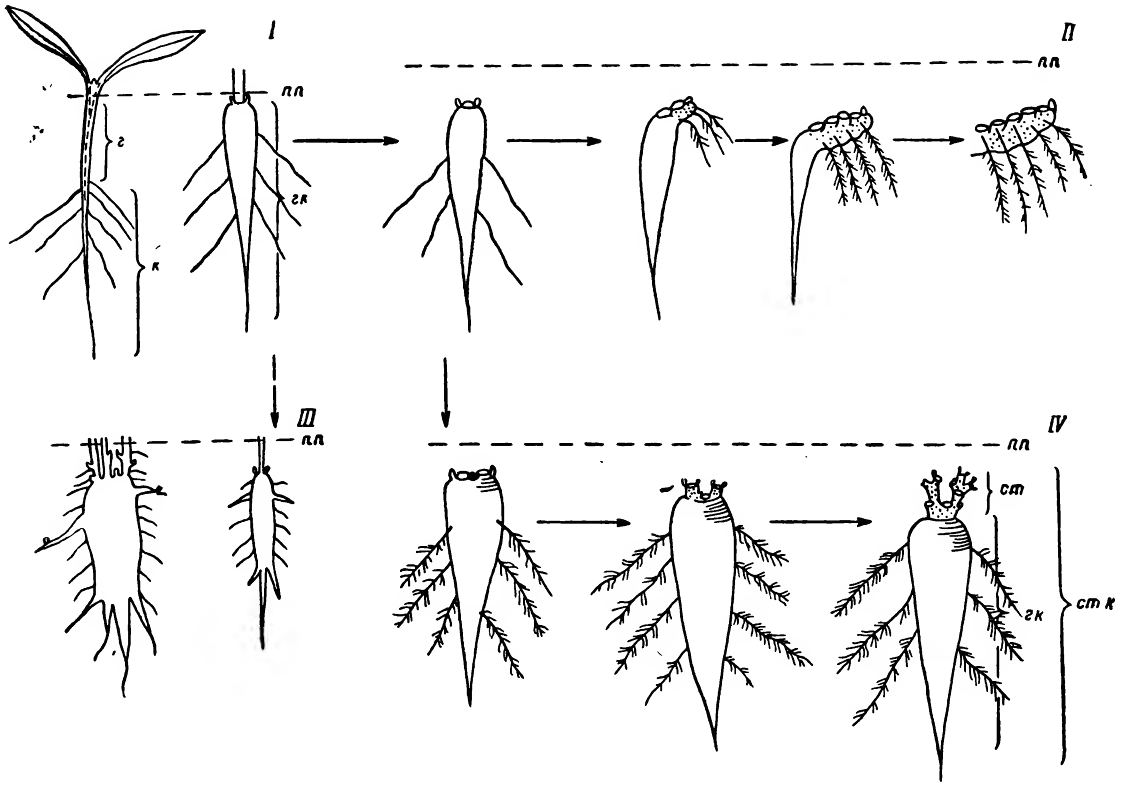


Рис. 5. Схема возрастных изменений структуры подземных органов у видов *Scopolia*.

I — схема подземных органов проростка, общая для всех видов; II — структурные изменения подземных органов короткокорневищных видов *S. carniolica* и *S. caucasica*; III — то же у *S. sinensis*; IV — то же у *S. stramonifolia* и *S. tangutica*; *г* — гипокотиль, *к* — система главного корня, *гк* — гипокотилекорневой орган (стержневой корень), *ст* — стеблевая часть стеблекорня (каудекс), *стк* — стеблекорень, *пп* — поверхность почвы.

собой по типу формирования и структуре — и те, и другие нарастают под землей (гипогеогенно), симподиально, за счет нижних междоузлий монокарпических побегов разных лет вегетации. Форма корневища и каудекса в значительной степени определяется числом ежегодно формирующихся почек возобновления, особенностями отмирания побегов и длиной зимующих частей. Признаками, сближающими короткокорневищные виды со скополиями тангутской и гималайской, являются стеблевое (аксиллярное) происхождение всех почек возобновления, четкая очерченность уровня отмирания монокарпических побегов и наличие корней шнуровидного типа.

Скополия китайская по структуре подземных органов занимает обособленное место среди других видов этого рода. Основными отличительными чертами, подчеркивающими ее своеобразие, являются наличие на стеблекорне полузасохших побегов разных лет вегетации (отделительный слой не закладывается и самоудаление побегов не происходит); образование придаточных корней в основании побегов текущего года вегетации; формирование почек возобновления стеблевого, гипокотильного и корневого происхождения; отсутствие чечевичек и поперечной складчатости на коре главного корня; отсутствие корней шнуровидного типа.

Способность скополии китайской к образованию гипокотильных почек возобновления и корневых отпрысков можно рассматривать как дальнейший этап эволюции по сравнению с подземными органами скополий тангутской и гималайской.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Сравнительное изучение видов *Scopolia* Jacq. показало, что по структурным особенностям подземных органов они могут быть подразде-

лены на 2 группы — стеблекорневых и короткокорневищных. К первой группе относятся *S. tangutica*, *S. stramonifolia* и *S. sinensis*, ко второй — *S. carniolica* и *S. caucasica*.

2. *S. tangutica* и *S. stramonifolia* близки по структуре подземных органов. Их главные отличительные особенности — окраска корней и степень сформированности почек возобновления в период весеннего отрастания побегов. Кроме того, у скополии тангутской в большей степени, чем у гималайской, развита способность к образованию многоярусного удлиненного каудекса.

3. Короткокорневищные виды *S. carniolica* и *S. caucasica* также очень близки по структуре подземных органов. Видовые отличия их касаются окраски корней, формы и окраски чечевичек, а также длины ежегодных приростов корневища.

4. Подземные органы *S. sinensis* имеют ряд характерных особенностей. К ним относятся укоренение побегов текущего года вегетации, неспособность их к самоудалению, отсутствие чечевичек и корней шнуровидного типа, формирование корневых отпрысков. Все это указывает на обособленность положения скополии китайской в системе рода.

5. Наиболее продвинутой в эволюционном отношении структурой подземных органов обладают *S. caucasica* и *S. carniolica*. В процессе онтогенеза растений подземные органы этих видов проходят последовательные этапы формирования от стержневого корня к стеблекорню и затем к короткокорневищной структуре, это, по-видимому, отражает основное направление эволюционного развития структуры подземных органов в пределах изучаемой группы видов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова А. В., И. Б. Сандина. (1965). Некоторые особенности формирования побегов скополии тангутской. Растит. ресурсы, 1, 3. — Бондарцев А. С. (1954). Шкала цветов. — Киселев В. П. (1969). Особенности побегообразования и формирования подземных органов скополии карниолийской и гималайской при выращивании в Московской области. В кн.: Земледелие, растениеводство. (Молодые ученые — производству). М. — Крылова И. Л. (1973). О морфологической структуре видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link в связи с эволюцией рода. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4. — Мельничук П. Д. (1961). Морфолого-анатомическое строение корневища и корней скополии карниолийской. В кн.: Вопросы фармакогнозии. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 12, 1. — Семенова М. Н. (1955). Скополия и ее народнохозяйственное значение. Канд. дисс., БИН, Л. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 2. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений, стебель и корень.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VI 1976.

SUMMARY

The morphological peculiarities of underground organs in five species — *Scopolia stramonifolia* (Wall.) Sem., *S. tangutica* Maxim., *S. sinensis* Hemsl., *S. carniolica* Jacq. and *S. caucasica* Kolesnik. — have been studied during the process of their ontogenetic formation. Two main trends in formation of underground organs of species under investigation have been revealed. The short rhizomatous species — *S. carniolica* and *S. caucasica* — possess the most evolutionary advanced structure of underground organs. The successive stages of formation of underground organs in these species in the process of ontogenesis to a large extent reflect the main direction of evolutional development of underground organ structure within the limits of the investigated group of species. The specificity of underground organ structure in *S. sinensis* shows the isolated position of this species in the system of the genus.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 005 : 581.524

Г. Г. Герасименко

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ МЕТОДОВ ВЫДЕЛЕНИЯ НИЗШИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

G. G. GERASIMENKO. COMPARATIVE ANALYSIS OF SOME METHODS OF ISOLATION OF LOWER TAXONOMIC UNITS OF VEGETATION

Рассматриваются следующие методы выделения низших таксономических единиц растительности: по доминантам, по доминантам и экологическим группам, с использованием статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке, «блок-метод» Б. М. Миркина, с помощью анализа кривых распределения проективного покрытия видов. Сравнительный анализ выделенных в каждом методе групп проведен с использованием коэффициента однородности таксона, полихорического показателя связи — коэффициента Чупрова — и факторного анализа. Наибольшее сходство результатов обнаружено у методов по доминантам и анализа кривых распределения проективного покрытия видов. В среднем же 50% описаний образуют в каждом методе идентичные таксоны.

На определенном этапе исследования практически каждому геоботанику приходится обращаться к проблеме классификации растительных сообществ. Возникает необходимость выбора наиболее приемлемого из существующих методов выделения таксономических единиц растительности. При этом, как правило, учитываются следующие критерии: 1) цель классификации, которая определяется целью всего исследования в целом; 2) методика сбора исходных данных, их репрезентативность, объем выборки и т. д.; 3) возможность применения математического аппарата, обусловленная уровнем математической подготовки исследователя и наличием счетных устройств.

Многообразие подходов к проблеме классификации, а отсюда и наличие разных методов объясняются главным образом недостаточной разработанностью ряда теоретических вопросов, и в первую очередь вопросов, касающихся самого объекта классификации — фитоценоза — и выделения низших таксономических единиц — растительных ассоциаций. Положения о степени целостности фитоценоза, о мере однородности, необходимой для отнесения участка растительного покрова к определенному сообществу и ряда сообществ — к одной ассоциации, о степени дискретности классифицируемых сообществ в отношении того или иного признака требуют дальнейшего изучения (Александрова, 1969; Василевич, 1969; Ниценко, 1971б). Важно из множества признаков отобрать наиболее существенные, отличительные для данного типа сообществ. Значительное различие методов выделения низших таксонов растительности состоит в использовании разного набора исходных признаков. Существующие методы по признакам, лежащим в их основе, можно объединить в следующие группы: морфолого-физиономические (к одному таксону относятся описания с общим видом-доминантом или доминантной группой); флористические (основной критерий — наличие или отсутствие вида); эколого-флористические (на основе анализа всего видового состава выявляются характерные, экологически яркие виды, по которым производится выделение групп); экологические (используются экологические характеристики всех присутствующих видов);

эколого-морфологические (таксоны выделяются по экологически характерным и доминантным видам).

До сих пор остается невыясненным вопрос о том, в какой мере различаются таксономические группы, полученные разными методами на одном материале, по своему числу, по количеству описаний, входящих в эти группы, по степени однородности групп. В связи с этим цель данной работы — выделить низшие таксоны растительности несколькими методами (относящимися, по возможности, к разным группам методов) и сравнить полученные результаты.[1]

Для этого было решено взять большой массив описаний, содержащий немного видов, чтобы придать изложению материала бо́льшие наглядность и обозримость. 1500 описаний сделаны в сосновом лесу на пробных площадках размером 0.1 м^2. На каждой учитывался видовой состав напочвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса и оценивалось проективное покрытие каждого вида (в баллах, один балл равен 11% покрытия); закладывались площадки случайно, вдоль трансект.. Напочвенный покров и травяно-кустарничковый ярус рассматривались как совокупность некоторого числа синузий (Lippmaa, 1939), которая может расцениваться как реальная исследовательская модель (Александрова, 1970) применения метода и на уровне совокупности фитоценозов.

На данном участке *Pinus sylvestris* — единственно встречающаяся древесная порода, подлесок отсутствует. В напочвенном покрове преобладают лишайники *Cladonia sylvatica* и *C. rangiferina*, несколько меньшую встречаемость имеют зеленые мхи *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, в травяно-кустарничковом ярусе господствует *Vaccinium vitis-idaea* (табл. 1). Характерным свойством напочвенного покрова являются его

ТАБЛИЦА 1

Характеристика видового состава напочвенного и травяно-кустарничкового ярусов зеленомошно-лишайникового соснового леса (1500 описаний)

№ п.п.	Вид	Относительное постоянство, %	Максимальное значение проективного покрытия, баллы	Среднее значение проективного покрытия, баллы
1	*Calluna vulgaris*	14.1	7.0	0.3
2	*Vaccinium vitis-idaea*	54.2	6.0	0.6
3	*Empetrum nigrum*	8.9	7.0	0.2
4	*Solidago virgaurea*	0.6	0.5	0.0
5	*Thymus serpyllum*	1.3	2.0	0.0
6	*Arctostaphylos uva-ursi*	0.4	2.0	0.0
7	*Vaccinium myrtillus*	0.3	1.0	0.0
8	*Festuca ovina*	13.5	4.0	0.1
9	*Deschampsia flexuosa*	6.7	4.0	0.1
10	*Lycopodium complanatum*	1.1	2.0	0.0
11	*Pleurozium schreberi*	62.4	9.0	2.6
12	*Dicranum polysetum*	48.3	9.0	0.8
13	*D. scoparium*	10.1	3.0	0.1
14	*Polytrichum piliferum*	4.1	2.0	0.0
15	*P. juniperinum*	11.1	2.0	0.1
16	*Ceratodon purpureum*	2.3	1.0	0.0
17	*Cladonia rangiferina*	88.7	7.0	2.2
18	*C. sylvatica*	87.7	8.0	2.5
19	*C. gracilis*	6.7	0.5	0.0
20	*C. cornuta*	4.5	0.5	0.0
21	*C. deformis*	1.8	0.5	0.0
22	*C. amaurocraea*	6.1	2.0	0.0
23	*C. verticillata*	0.3	0.5	0.0
24	*C. alpestris*	0.8	5.0	0.0
25	*Cetraria islandica*	1.7	3.0	0.0
26	*C. crispa*	1.0	2.0	0.0

---

[1] Работа выполнена в лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского университета под руководством В. С. Ипатова.

пространственная неоднородность, довольно четкая пятнистость, обусловленная прежде всего рельефом: виды рода *Cladonia* приурочены к повышениям и склонам южной экспозиции, мхи образуют сплошной покров в понижениях рельефа и на склонах северной экспозиции.

Обзор примененных методов и краткая характеристика выделенных групп

I. Выделение однородных групп по доминантным видам. Концепция доминантов признается основополагающей при классификации растительных сообществ многими исследователями (Сукачев, 1931, 1938; Кац, 1934; Шенников, 1938; Лавренко, 1959). Хотя неоднократно указывалось, что в ряде случаев морфологический подход неприемлем (Раменский, 1952; Фрей, 1963; Трасс, 1966), наличие в некоторых сообществах устойчивых доминантов, являющихся эдификаторами, приводит к выделению четких, обособленных групп.

Для того чтобы воспользоваться этим критерием, необходимо установить, какова должна быть минимальная разница в обилии (в нашем случае в проективном покрытии) доминанта и недоминанта. По величине проективного покрытия виды могут разделяться на господствующие, согосподствующие, наполнители и редкие (Ипатов и др., 1966). Будем относить к классу господствующих виды, имеющие покрытие в 6 баллов и более, к согосподствующим — виды с покрытием от 3 до 6 баллов, виды с покрытием 1 и 2 балла относятся к наполнителям, к редким — встречающиеся единично. Далее введем следующие ограничения: 1) если в описании отмечен вид из класса господствующих, то он считается единственным доминантом, согосподствующие виды не учитываются; 2) если господствующие виды отсутствуют, то согосподствующие (иногда один вид) считаются доминантами; 3) наполнители не учитываются.

Общее число выделенных данным методом групп — 19, из них наиболее полно представлены 3 (табл. 2).[2] Доминантная группа *Cladonia rangiferina* — *C. sylvatica* (гр. 1) объединила 545 описаний. В 183 описаниях доминирует лишь *C. sylvatica* (гр. 3). В этих группах наиболее полно представлены виды, встречающиеся, как правило, в сочетании с доминантами и приуроченные к повышениям рельефа, открытым сухим местам: *Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa*, различные виды кладоний, *Ceratodon purpureum*, причем ярче эта особенность выражена в группе с доминированием *C. sylvatica*. Описания с доминированием *Pleurozium schreberi* (гр. 2) встречаются на увлажненных пониженных участках. *Vaccinium vitis-idaea*, *Dicranum polysetum*, *Calluna vulgaris* имеют в этой группе максимальную встречаемость. Рассмотренный метод относится к группе морфолого-физиономических.

II. Выделение однородных групп описаний по доминантам и экологическим группам. В основу этого метода положены воззрения А. А. Ниценко (1966, 1971а, б); он считал, что выделение низших таксономических единиц должно проводиться с учетом ряда диагностических признаков, среди которых в большинстве случаев необходимыми и достаточными являются следующие: одно и то же ярусное сложение, сходное мозаичное сложение, одинаковый состав эдификаторов и доминант в соответственных ярусах, сходный состав и соотношение роли видов разной экологической принадлежности.

В рассматриваемых описаниях можно выделить два яруса: травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый (последний присутствует во всех описаниях); отсутствие или фрагментарная представленность травяно-кустарничкового яруса в описаниях дает право выделить их в самостоятельную группу. Более или менее четкая мозаичность в пределах учитываемой площади не выражена, так как размер площади невелик. Виды

---

[2] В работе дана характеристика и проводится сравнение групп, насчитывающих не менее 75 описаний (5% от общего числа описаний).

Cladonia sylvatica и *C. rangiferina*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* образовали попарно две группы доминирования, часто в описании представлен лишь один доминантный вид. Виды, имеющие сходную в определенной мере экологию, объединены в группы, которые являются, так сказать, коллективными доминантами (Ниценко, 1971б). Таких групп пять. В первую вошли виды рода *Cladonia*, характерные виды бора-беломошника. Во вторую — зеленые мхи, которые в подобного рода растительных сообществах приурочены к понижениям рельефа, более затененным местам. Следующую группу образовали *Festuca ovina* и *Deschampsia flexuosa* — виды, встречающиеся на возвышенных открытых местах. Кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum* также составили экологическую группу. Отдельно рассматривается вид *Calluna vulgaris*.

Согласно критериям, лежащим в основе данного метода, его можно отнести к группе эколого-морфологических. С помощью установленных доминантных и экологических групп было выделено 16 таксонов, половина из которых содержит более 5% от общего числа описаний. Эти таксоны составили своеобразный непрерывный экологический ряд по отношению к особенностям рельефа, степени освещенности, экологическим характеристикам входящих в них видов. К пониженным участкам, впадинам, ложбинам — местам с повышенной влажностью и бо́льшим затенением — приурочены описания группы бруснично-зеленомошной (табл. 2, гр. 10). Такие же условия рельефа и экологии, но менее резко выраженные, характерны для вересково-бруснично-зеленомошной группы (гр. 11) и наиболее представительной бруснично-беломошно-зеленомошной (гр. 4). Описания на склонах, едва заметных понижениях рельефа, на ровных участках со средней степенью увлажнения и умеренной освещенностью вошли в группы зеленомошно-бруснично-беломошную (гр. 5) и зеленомошно-беломошную (гр. 7). И далее выделены группы: зеленомошно-злаково-беломошная (гр. 9), злаково-беломошная (гр. 8) и беломошная (гр. 6), которые составлены из описаний, сделанных на повышенных, открытых, засушливых местах с максимальной освещенностью.

III. Применение статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке. Браун-Бланке (Braun—Blanquet, 1964) предлагает выделять низшие таксономические единицы растительности по дифференциальным видам, которые выявляются с помощью довольно трудоемкой методики табличной обработки описаний (Ellenberg, 1956); число описаний, которые могут подвергаться такой обработке, невелико. Для того чтобы сделать возможной одновременную обработку неограниченного массива описаний, а также с целью объективизации некоторых процедур метода предложена следующая схема (Герасименко, 1976).

1. Составляется исходная валовая таблица, в которой для каждого вида указываются его абсолютное и относительное постоянства (виды располагаются по уменьшению значений постоянства).

2. Исключаются виды с малым относительным постоянством («случайные» виды).

3. По значениям коэффициента сопряженности (в нашем случае — трансформированного коэффициента Дайса — Миркин и др., 1972) строится матрица сопряженности видов.

4. По перепаду количества отрицательных значений коэффициентов сопряженности каждого вида со всеми другими устанавливается граница между характерными и дифференциальными видами (характерные виды при высоком постоянстве имеют сравнительно небольшое количество отрицательных связей; дифференциальные виды положительно сопряжены лишь с видами, относящимися к одной группе дифференциальных видов, и отрицательно со всеми другими).

5. Выделяются группы дифференциальных видов.

6. Устанавливаются характерные виды разных таксономических рангов.

Группу дифференциальных видов образовали виды, положительно сопряженные друг с другом; *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и

ТАБЛИЦА 2

Характеристика таксономических групп, выделенных различными методами

Вид	Методы																			
	по доминантам			по доминантам и экологическим группам								по Браун-Бланке		«блок-метод»			анализ кривых распределения			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Calluna vulgaris	$\frac{0.1}{6.1}$	$\frac{0.4}{20.3}$	$\frac{0.1}{4.9}$	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{2.1}{100.0}$	$\frac{0.1}{4.2}$	$\frac{0.5}{22.2}$	$\frac{0.5}{22.0}$	$\frac{+}{1.4}$	$\frac{0.2}{13.7}$	$\frac{+}{5.2}$	$\frac{0.1}{13.8}$	$\frac{+}{3.9}$	$\frac{0.2}{16.3}$
Vaccinium vitis-idaea	$\frac{0.3}{31.9}$	$\frac{1.1}{78.5}$	$\frac{0.3}{29.5}$	$\frac{1.3}{98.2}$	$\frac{1.0}{99.0}$	—	$\frac{+}{5.5}$	—	$\frac{0.2}{30.8}$	$\frac{1.6}{98.8}$	$\frac{1.3}{100.0}$	$\frac{0.3}{27.7}$	$\frac{1.0}{75.9}$	$\frac{1.3}{94.3}$	$\frac{0.1}{6.6}$	$\frac{0.6}{57.4}$	$\frac{0.3}{31.7}$	$\frac{1.2}{79.9}$	$\frac{0.3}{28.4}$	$\frac{0.9}{70.7}$
Empetrum nigrum	$\frac{+}{1.1}$	$\frac{0.3}{13.1}$	$\frac{+}{1.6}$	$\frac{0.7}{19.7}$	$\frac{0.1}{5.5}$	—	—	—	—	$\frac{1.7}{47.0}$	$\frac{0.3}{17.1}$	$\frac{+}{1.3}$	$\frac{0.5}{15.1}$	$\frac{0.7}{21.4}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{0.1}{5.1}$	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{0.2}{12.5}$	$\frac{+}{2.3}$	$\frac{0.1}{6.5}$
Solidago virgaurea	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{0.6}$	$\frac{+}{0.4}$	$\frac{+}{0.5}$	—	—	—	$\frac{+}{3.8}$	$\frac{+}{1.2}$	—	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{+}{0.2}$	$\frac{+}{0.4}$	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{+}{0.6}$	—
Thymus serpyllum	$\frac{+}{1.7}$	$\frac{+}{0.3}$	$\frac{+}{4.4}$	—	—	$\frac{+}{1.7}$	—	$\frac{0.1}{8.3}$	$\frac{+}{1.9}$	—	—	$\frac{+}{2.7}$	$\frac{+}{0.1}$	—	$\frac{+}{3.9}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{1.6}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{4.5}$	—
Arctostaphylos uva-ursi	$\frac{+}{0.2}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{1.1}$	—	$\frac{+}{1.0}$	—	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{1.0}$	—	—	$\frac{+}{0.6}$	$\frac{+}{0.1}$	$\frac{+}{0.2}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{0.2}$	—	$\frac{+}{1.1}$	$\frac{+}{1.6}$
Vaccinium myrtillus	—	$\frac{+}{1.3}$	—	$\frac{+}{1.1}$	—	—	—	—	$\frac{+}{3.8}$	—	$\frac{+}{1.2}$	—	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{0.4}$	—	$\frac{+}{0.5}$	—	$\frac{+}{1.8}$	—	$\frac{+}{0.8}$
Festuca ovina	$\frac{0.2}{20.0}$	$\frac{+}{3.3}$	$\frac{0.3}{27.3}$	$\frac{+}{2.8}$	$\frac{+}{1.5}$	—	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{0.7}{75.2}$	$\frac{0.6}{64.4}$	$\frac{+}{1.2}$	—	$\frac{0.2}{24.6}$	$\frac{+}{4.4}$	$\frac{+}{0.6}$	$\frac{0.3}{35.8}$	$\frac{0.1}{7.4}$	$\frac{0.2}{21.1}$	$\frac{+}{3.1}$	$\frac{0.3}{27.1}$	$\frac{0.1}{4.9}$
Deschampsia flexuosa	$\frac{0.1}{9.2}$	$\frac{+}{1.3}$	$\frac{0.2}{16.9}$	$\frac{+}{0.4}$	$\frac{+}{1.5}$	—	$\frac{+}{1.4}$	$\frac{0.3}{29.7}$	$\frac{0.5}{41.4}$	—	—	$\frac{0.1}{14.1}$	$\frac{+}{1.3}$	$\frac{+}{0.4}$	$\frac{0.2}{17.8}$	$\frac{+}{3.3}$	$\frac{0.1}{10.4}$	$\frac{+}{1.3}$	$\frac{0.2}{17.5}$	$\frac{+}{1.6}$
Lycopodium complanatum	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{1.0}$	$\frac{+}{1.6}$	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{1.5}$	—	$\frac{+}{1.4}$	$\frac{+}{0.7}$	—	—	$\frac{+}{2.4}$	$\frac{+}{1.0}$	$\frac{+}{1.1}$	$\frac{+}{0.6}$	$\frac{+}{0.9}$	$\frac{+}{1.5}$	$\frac{+}{0.7}$	$\frac{+}{0.5}$	$\frac{+}{2.3}$	$\frac{+}{1.6}$
Pleurozium schreberi	$\frac{0.3}{30.6}$	$\frac{7.1}{100.0}$	$\frac{0.4}{33.9}$	$\frac{5.4}{97.2}$	$\frac{1.2}{72.3}$	—	$\frac{0.8}{63.0}$	$\frac{+}{2.1}$	$\frac{0.4}{41.3}$	$\frac{6.6}{97.6}$	$\frac{5.8}{100.0}$	$\frac{0.2}{26.5}$	$\frac{4.6}{91.6}$	$\frac{5.1}{98.7}$	$\frac{0.1}{8.5}$	$\frac{2.4}{73.2}$	$\frac{0.3}{31.4}$	$\frac{8.1}{100.0}$	$\frac{0.3}{32.0}$	$\frac{5.1}{100.0}$
Dicranum polysetum	$\frac{0.2}{27.0}$	$\frac{0.6}{61.3}$	$\frac{0.4}{37.7}$	$\frac{1.6}{68.3}$	$\frac{0.6}{48.5}$	—	$\frac{0.5}{59.6}$	$\frac{+}{4.8}$	$\frac{0.6}{59.6}$	$\frac{2.0}{75.9}$	$\frac{1.6}{73.2}$	$\frac{0.2}{24.3}$	$\frac{1.4}{67.4}$	$\frac{1.9}{89.7}$	$\frac{0.1}{11.0}$	$\frac{0.6}{42.2}$	$\frac{0.2}{27.8}$	$\frac{0.5}{58.0}$	$\frac{0.3}{36.2}$	$\frac{0.7}{61.8}$

D. scoparium	0.1/9.0	0.1/11.0	0.1/8.7	0.1/13.4	0.1/16.8	+/5.6	0.1/8.2	0.1/11.0	0.1/8.7	0.1/2.4	0.1/12.2	0.1/10.1	0.1/8.1	0.1/12.4	0.1/8.0	0.1/10.3	0.1/9.7	0.1/7.6	0.1/10.2	0.2/22.0
Polytrichum piliferum	+/4.0	+/0.8	0.1/9.8	+/1.8	+/5.5	+/4.4	+/2.7	0.1/11.0	+/2.8	—	+/4.9	+/6.1	+/2.4	+/1.7	0.1/7.5	+/3.8	+/3.9	+/0.5	0.1/9.6	+/2.4
P. juniperinum	0.1/9.9	0.1/9.3	0.1/19.1	0.1/10.2	0.1/14.9	0.1/8.9	0.1/15.1	+/0.4	0.2/30.8	+/1.2	0.1/11.0	0.1/12.0	0.1/9.6	0.1/8.8	0.1/10.5	0.1/13.3	0.1/10.7	+/8.0	0.1/19.8	0.1/12.2
Ceratodon purpureum	+/2.4	+/0.5	+/6.6	—	+/1.0	+/2.8	—	0.1/8.3	0.1/8.7	—	+/1.2	+/4.6	+/0.4	+/0.2	+/6.4	+/0.9	+/3.1	+/0.5	+/7.3	+/0.8
Cladonia rangiferina	3.6/100.0	0.6/70.8	1.6/100.0	0.8/91.5	3.0/100.0	3.5/100.0	3.0/100.0	2.9/100.0	2.8/100.0	+/1.2	0.7/82.9	3.1/100.0	1.3/79.5	0.9/65.6	3.1/100.0	2.4/99.0	3.5/100.0	0.4/62.5	1.6/99.4	1.2/97.6
C. sylvatica	3.8/100.0	0.7/70.3	4.9/100.0	0.9/86.6	3.3/99.5	3.9/100.0	2.8/100.0	4.1/100.0	3.9/100.0	—	0.9/86.6	4.5/100.0	1.4/77.8	1.0/61.8	4.1/100.0	2.7/99.7	4.1/100.0	0.4/60.3	5.0/100.0	1.4/97.6
C. gracilis	0.1/9.9	+/2.1	0.1/13.7	+/2.1	+/4.0	0.1/13.3	+/6.9	0.1/20.7	0.1/9.6	—	+/1.2	0.1/11.4	+/2.3	—	0.1/17.4	+/4.1	+/9.1	+/0.9	0.1/15.3	+/4.9
C. cornuta	+/7.5	+/1.0	+/7.1	+/1.1	+/6.9	0.1/13.9	+/7.5	+/6.2	+/2.9	—	—	+/7.6	+/2.0	—	0.1/9.6	+/4.6	+/6.8	+/0.9	+/7.3	+/1.6
C. deformis	+/2.9	+/0.8	+/2.2	+/0.7	+/2.0	+/5.0	+/2.7	+/4.8	—	—	—	+/3.4	+/0.5	+/0.4	+/3.9	+/1.2	+/2.9	—	+/2.3	+/2.4
C. amaurocraea	0.1/9.7	+/0.5	0.1/16.9	+/0.4	+/5.0	0.1/12.2	+/6.2	0.2/22.1	+/8.7	—	—	0.1/12.6	+/0.7	+/0.4	0.1/15.3	+/4.4	0.1/10.2	—	0.1/17.0	+/1.6
C. verticillata	+/0.2	—	+/1.1	+/0.4	—	+/0.6	+/1.4	+/0.7	—	—	—	+/0.5	+/0.2	+/0.2	+/0.7	+/0.2	+/0.4	—	+/1.1	—
C. alpestris	+/0.9	+/0.5	+/1.1	+/0.7	+/0.5	+/0.6	—	0.1/2.1	+/1.9	—	—	+/1.3	+/0.4	+/0.2	+/1.4	+/0.9	+/0.9	—	+/1.7	+/1.6
Cetraria islandica	+/1.3	+/1.5	+/1.6	+/0.7	+/1.0	+/1.1	—	+/2.1	—	—	+/3.7	+/1.5	+/1.9	+/2.1	+/1.4	+/1.5	+/1.4	+/0.9	+/1.1	+/2.4
C. crispa	+/1.3	—	+/3.3	+/0.4	+/2.0	+/0.6	—	+/3.5	+/2.8	—	—	+/1.8	+/0.2	—	+/1.8	+/1.2	+/1.3	—	+/3.4	+/0.8
Общее число видов	25	24	25	22	22	15	17	21	20	9	15	25	26	22	25	26	25	20	25	23
Число описаний	545	390	183	284	202	180	146	145	104	83	82	674	826	477	438	585	558	224	178	123
Коэффициент гомогенности	0.16	0.19	0.18	0.23	0.22	0.18	0.23	0.20	0.26	0.36	0.40	0.16	0.18	0.22	0.15	0.17	0.15	0.20	0.18	0.22

Примечание. Для каждого вида в числителе — среднее значение проективного покрытия в баллах (+ — меньше 0.1 балла), в знаменателе — константность вида, в %.

Dicranum polysetum. Совокупность описаний разбилась по наличию или отсутствию в них дифференциальных видов на две группы: беломошную (табл. 2, гр. 12), включающую 674 описания, и бруснично-беломошно-зеленомошную, состоящую из 826 описаний (гр. 13). Описания первой группы приурочены к повышениям рельефа, к хорошо освещенным открытым местам, второй группы — к понижениям, местам с повышенным увлажнением.

Этот метод относится к группе эколого-флористических, так как дифференциальные виды, по которым разделяются описания, выявляются на основе анализа всего флористического списка.

IV. «Блок-метод» . Использовался метод, предложенный Б. М. Миркиным (1971, 1974), содержащий в своей основе доминантно-детерминантный подход и относящийся к группе эколого-морфологических методов.[3] Схема классификации растительных сообществ «блок-методом» складывается из следующих этапов (Кашапов и др., 1975).

1. Выделение групп детерминирования (групп сопряженных видов в поле корреляционной матрицы) и оценка их классификационной значимости определением числа голосов каждого вида.

2. Оценка соотношения групп детерминирования в каждом конкретном описании (определение нод первого порядка).

3. Разбиение нод первого порядка на ноды второго порядка.

Матрица сопряженности была составлена по значениям коэффициента Коула. В данном случае этот коэффициент оказался наиболее приемлемым, так как эколого-фитоценотический диапазон выборки неширок. Кроме того, важно отметить еще одну деталь. Перед организацией матрицы Б. М. Миркин (1974) предлагает ее сократить, т. е. исключить виды со средней сопряженностью выше нуля. Такой прием сокращения матрицы, на наш взгляд, не совсем верен, сокращению иногда подвергаются «центральные» виды плеяд (имеющие наибольшее число голосов: *Cladonia sylvatica* и *C. rangiferina* в рассматриваемой матрице); это не разрушает плеяду, но уменьшает вес ее (абсолютное число голосов видов), что приводит к неправильной оценке веса группы в описаниях и неверному их объединению. Детерминантные виды устанавливались нами с использованием всех видов матрицы, затем виды, имеющие недостоверный критерий верности вида плеяде, переносились в группу эвритопов.

Выделены две плеяды детерминантных видов. В первую вошли *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, во вторую — *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Polytricum piliferum*. В группе описаний бруснично-зеленомошной (табл. 2, гр. 14) доминируют зеленые мхи и кустарнички. Второй плеяде детерминантных видов соответствуют описания злаково-беломошной группы (гр. 15). Зеленомошно-беломошная таксономическая группа (гр. 16) — переходная между ними, в ней представлены виды обеих плеяд.

V. Выделение однородных групп описаний с помощью анализа кривых распределения проективного покрытия видов. Данный метод основывается на предположении о том, что если генеральная совокупность, из которой производится выборка, качественно однородна по какому-либо признаку, то распределение частот значений этого признака подчиняется определенному вероятностному закону. Основные этапы работы, согласно предлагаемой методике, сводятся к следующим.

1. Для каждого вида строится его эмпирическое распределение по проективному покрытию.

2. Эмпирические распределения частот аппроксимируются теоретическими кривыми распределения, относящимися к «семейству распределений Пирсона» (в случае качественной однородности исходных данных — Митропольский, 1971).

---

[3] В одной из последних работ уфимские геоботаники (Кашапов и др., 1975) считают возможным заменять доминантный критерий другими диагностическими признаками, подобными характеру почв, и т. п.

3. В случае неоднородности рассматриваемого материала наблюдается несоответствие эмпирического и теоретического распределений. Всякое отклонение от хода теоретической кривой в эмпирическом распределении назовем деформацией (Ипатов, 1968). Число и место деформаций выявляем методом «отношения частот» (Ипатов, 1969). Для этого устанавливаем характер изменения отношений частот для теоретической кривой распределения каждого вида (достаточно знать, возрастает кривая или убывает); исходя из уравнения определенного типа кривой Пирсона находим новую функцию $f_i : f_{i+1}$ и по знаку первой производной этой функции судим о ее поведении.

4. Достоверность деформации определяем с помощью критерия χ^2 (хи-квадрат).

5. Точка на кривой распределения проективного покрытия, где обнаружена статистически значимая деформация, считается граничным значением, по которому проводится разбиение всей совокупности описаний на две группы.

6. При выделении таксономических единиц учитывались все виды, для которых обнаружены значимые деформации. Окончательно выделенные единицы содержат виды только с проективным покрытием, бо́льшим или меньшим значения, соответствующего деформации. Метод относится к группе морфолого-физиономических.

В рассматриваемом материале статистически значимые деформации установлены для видов *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Наличие деформаций у этих видов позволило выделить 20 групп описаний, 4 из которых оказались наиболее представительными. 178 описаний образовали группу, в которой наиболее часто и с максимальным покрытием присутствует *Cladonia sylvatica* (табл. 2, гр. 19). В этой группе полнее других представлены виды, приуроченные к открытым засушливым местам: злаки, различные виды кладоний. В беломошной группе, содержащей 558 описаний (гр. 17), встречаемость и проективное покрытие этих видов несколько выше, в сложении покрова возрастает доля кустарничков. Группа бруснично-беломошно-зеленомошная (гр. 20) — переходного типа. Бруснично-зеленомошная таксономическая единица (гр. 18) объединила 224 описания, сделанных на пониженных участках рельефа, увлажненных и затеняемых местах.

Сравнение методов

Как уже отмечалось, рассмотренные методы различаются между собой по диагностическим признакам. Кроме того, результаты зависят от степени объективности процедур метода, которая связана прямо пропорционально со статистической обоснованностью этих процедур, снижает уровень интуитивных действий (но это не означает, что чем больше статистических операций, тем объективнее метод). Более или менее сильные расхождения в выборе диагностических признаков при классификации растительных сообществ одним методом разными исследователями зависят от степени формализации метода. Так, результаты метода по доминантам и экологическим группам могут расходиться довольно сильно у разных авторов, так как, выделяя экологические группы, исследователь руководствуется прежде всего собственными наблюдениями, опытом. Могут не совпадать таксоны, выделенные по доминантам, в этом случае спорным остается вопрос о выявлении доминанта или доминантной группы в каждом конкретном описании (если заранее не введены строгие ограничения). Остальные методы формализованы в большей степени и не должны давать расхождений при применении одного и того же метода разными авторами, так как выделение групп дифференциальных и детерминантных видов, выявление достоверных деформаций — статистически обоснованные операции.

По числу основных групп (2—4) методы примерно равноценны, лишь по доминантам и экологическим группам их выделено 8. Число групп определяется, по-видимому, количеством значений признака, лежащего в основе классификации. Так, в методе Браун-Бланке имеем одну группу дифференциальных видов — одно значение признака, все описания разделяются на две совокупности по наличию или отсутствию этого признака. В методе по доминантам и экологическим группам установлено две группы доминирования и пять экологических групп. В случае, если в каждом описании отмечена лишь одна экологическая группа, может быть выделено 10 массивов описаний, если же экологических групп две или три, число выявленных таксонов возрастает. Таким образом, число таксономических единиц возрастает при увеличении градаций диагностических признаков.

Можно полагать, что степень однородности выделенных единиц различна. Для того чтобы вычислить меру однородности каждой группы описаний, воспользуемся формулой (Hall, 1967)

$$H=\frac{1}{S}\sum_{j=1}^{S}\frac{a_{jr}}{M},$$

где S — число видов, a_{jr} — число описаний с j-м видом, M — общее число описаний.

Как видно из табл. 2, амплитуда варьирования этого показателя невелика. Максимальное его значение 0.40 отмечено для вересково-бруснично-зеленомошной группы (гр. 11), выделенной по доминантам и экологическим группам. На эту величину существенное влияние оказали достаточно жесткие критерии, по которым объединены описания: в этих описаниях представлены три экологические группы. Кроме того, в каждом методе бо́льшая мера однородности характерна для групп, описания которых имеют сходный флористический состав, т. е. сравнительно велика константность видов в описаниях группы.

Для того чтобы сравнить методы на основе учета всех признаков растительности данной площадки — провести поплощадочное сравнение, применялся полихорический показатель связи — коэффициент Чупрова (Плохинский, 1970), предложенный им на основе коэффициента контингенции φ^2 (фи-квадрат) Пирсона

$$K=\sqrt{\frac{\varphi^2}{(q_1-1)(q_2-1)}}\qquad \varphi^2=\left\{\frac{\sum\frac{f^2}{n_2}}{n_1}\right\}-1,$$

где f — частоты ячеек корреляционной матрицы по 1-му и 2-му признакам (числа площадок, общих для i-й группы 1-го метода и j-й группы 2-го метода); n_1 — сумма частот 1-го признака по столбцам; n_2 — сумма частот 2-го признака по строкам; q_1, q_2 — число градаций, на которые разбиты 1-й и 2-й признаки (число групп, выделенных по 1-му и 2-му методам).

ТАБЛИЦА 3

Сравнение методов выделения низших таксономических единиц растительности с помощью полихорического показателя связи

По доминантам	×				
По доминантам и экологическим группам	0.52	×			
По Браун-Бланке	0.68	0.49	×		
«Блок-метод»	0.48	0.58	0.59	×	
Анализ кривых распределения	0.87	0.46	0.59	0.45	×

Наибольший показатель связи 0.87 (табл. 3) получен при сравнении доминантного метода и анализа кривых распределения. Несмотря на то что алгоритмы этих методов сильно различаются, основа их одна — выделение групп производится по морфологическому критерию. Как правило, деформации имеют место у видов с большим размахом проективного покрытия (т. е. видов, которые в ряде описаний являются доминантами).

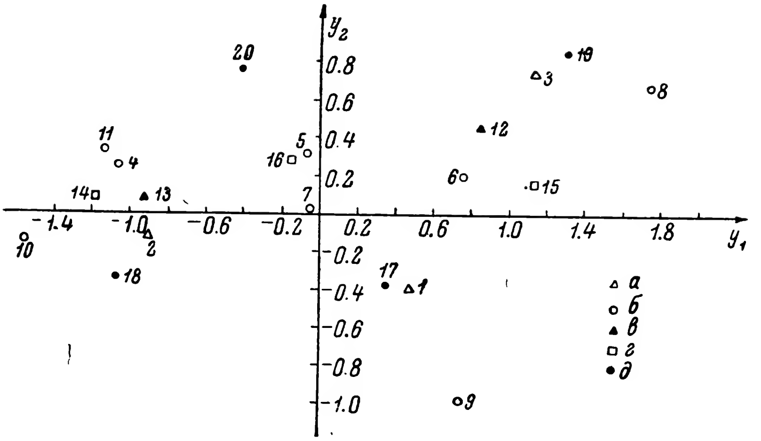


Рис. 1. Результаты исследования 20 таксономических групп растительности с помощью факторного анализа (расположение проекций 26-мерных измерений на плоскости первых двух факторов y_1 и y_2; *цифры* соответствуют номерам групп, приведенным в табл. 2).

а — метод доминантов, *б* — метод доминантов и экологических групп, *в* — метод Браун-Бланке, *г* — «блок-метод», *д* — анализ кривых распределения.

Чаще всего в описании встречаются 1—2 вида доминанта, имеющих проективное покрытие, которое больше значения, соответствующего деформации.

Остальные коэффициенты различаются между собой незначительно. Их значения составляют примерно 0.5—0.6 — результаты всех методов совпадают в среднем на 50—60%. Могут ли такие результаты устраивать исследователя? В случае, когда проводится типизация значительной природной области, необходимо установить лишь основные типы растительных сообществ, дать общую характеристику исследуемого района, материалы, полученные разными методами, вполне сравнимы. Если же ставятся задачи частного характера (выявить влияние определенных экологических факторов на характер размещения растительности, установить типы взаимодействий отдельных группировок и видов в сообществе), использовать данные, полученные разными методами, не следует.

Остается выяснить, насколько четко выделены группы в каждом методе и какова степень близости групп, полученных разными методами. С этой целью использовался факторный анализ (Харман, 1972). Каждая группа была представлена «центральным описанием» — средними значениями проективного покрытия всех видов данной совокупности описаний (табл. 2). На рис. 1 показано расположение исследуемых 20 групп описаний в факторном пространстве относительно первых двух факторов. Особое внимание следует уделить распределению групп по первому фактору y_1, так как на него падает основная нагрузка — 47.8% (на второй фактор y_2 — 13.9%). По фактору y_1 объекты образовали два довольно четких скопления, находящихся на противоположных концах оси фактора, каждое из них состоит из таксонов всех сравниваемых методов.

Определенный интерес представляет возможность экологической интерпретации ведущего фактора, общего для всех методов. С этой целью рассмотрим положение в факторном пространстве 26 видов, встреченных в описаниях (рис. 2). Наиболее высокие отрицательные нагрузки на первый фактор имеют *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Empetrum nigrum* — виды, обитающие в понижениях рельефа, тогда как виды с высокими положительными нагрузками (*Cladonia sylvatica*, *C. gracilis*, *C. amaurocraea*, *Thymus serpyllum* и др.) приурочены к повышенным открытым местам. Первый фактор можно интерпретировать, по-видимому, как градиент влажности почвы. Таким образом, независимо от того, какие критерии были положены изначально в основу того или иного

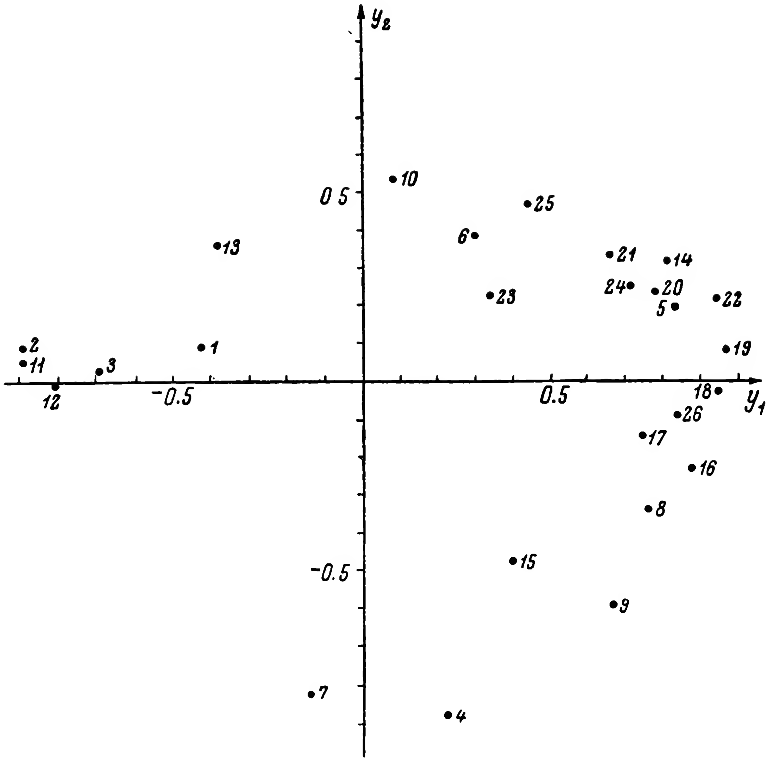


Рис. 2. Изображение исходных признаков (26 видов) в плоскости первых двух факторов y_1 и y_2 (*цифры* соответствуют номерам видов, приведенным в табл. 1).

метода, ведущим фактором, определяющим в среднем на 50% объединение описаний в группы, явилось отношение каждого конкретного описания к влажности.

Показателем информативности, четкости метода в данном случае можно считать «разброс» групп одного метода, удаленность их друг от друга в факторном пространстве. Согласно этому критерию, степень информативности методов относительно первых двух факторов снижается в следующей последовательности: метод Браун-Бланке, анализ кривых распределения, доминантный подход, «блок-метод», по доминантам и экологическим группам.

Проведенное сравнение позволяет заключить, что степень расхождения результатов рассмотренных методов довольно высока. В каждом конкретном случае исследователь должен строго подходить к выбору нужной методики, учитывая все ее особенности. Вместе с тем необходимо заметить, что дальнейшее изучение причин общности результатов методов и их различий поможет выбрать подход, наиболее полно отражающий особенности экологии, структуры, динамики растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Александрова В. Д. (1970). О методе моделирования в фитоценологии. Бот. ж., 55, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Герасименко Г. Г. (1976). Применение статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке. Бот. ж., 61, 9. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. I. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21, 4. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. 2. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3. — Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, Т. Н. Линдеман. (1966). Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова. Бот. ж., 51, 8. — Кац Н. Я. (1934). Об основных проблемах в новом направлении современной фитоценологии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43, 2. — Кашапов Р. Ш., Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина. (1975). Степи Тэвшрулэха (опыт количественного анализа). В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника. I. — Миркин Б. М. (1971). «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Миркин Б. М. (1974). Закономерности развития растительности речных пойм. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. (1972). Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД). Тез. Всес. конф. «Растительность речных пойм». Уфа. — Митропольский А. К. (1971). Техника статистических вычислений. — Ниценко А. А. (1966). О критериях выделения растительных ассоциаций. Бот. ж., 51, 8. — Ниценко А. А. (1971а). О приемах выделения растительных ассоциаций по комплексу признаков. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Ниценко А. А. (1971б). Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Раменский Л. Г. (1952). О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Бот. ж., 37, 2. — Сукачев В. Н. (1931). Руководство к исследованию типов леса. — Сукачев В. Н. (1938). Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. В кн.: Растительность СССР. I. — Трасс Х. Х. (1966). О дискретности и непрерывности растительного покрова (краткий обзор проблемы). Тр. МОИП, 27. — Фрей Т. Э. (1963). О применении корреляционного коэффициента межвидовых отношений. Бот. ж., 48, 2. — Харман Г. Г. (1972). Современный факторный анализ. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР. I. — Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensociologie. — Ellenberg H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einführung in die Phytologie 4, Grundlagen der Vegetationsgliederung, 1. — Hall A. V. (1967). Studies in recently developed group-forming procedures in taxonomy and ecology. J. of South Afr. bot., 33. — Lippmaa T. (1939). The unistratal concept of plant communities (The Unions). Amer. Midl. Natur., 21, 2.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 2 VIII 1976.

УДК (018) 58(727.65)

М. Л. Лория, Ю. Л. Меницкий

ЭФФЕКТИВНЫЙ МЕТОД СУШКИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ГЕРБАРИЯ

M. L. LORIA, G. L. MENITSKY. AN EFFECTIVE METHOD OF PLANT DRYING FOR HERBARIUM

Множество известных способов сушки растений для гербария можно разделить на 2 группы[1]: сушка при обычной температуре (15—30°) и при повышенной (50—200°). Первый метод характеризуется небольшой скоростью диффузии влаги из растений в гигроскопический прессующий материал; вследствие этого нет необходимости прибегать к особым методам вентиляции высушиваемых растений (изменение естественной окраски органов при низких температурах происходит сравнительно медленно, что, видимо, связано с длительным сохранением жизнеспособности клеток и тканей в этих условиях). Ввиду своей простоты сушка при невысоких температурах является наиболее распространенным способом высушивания растений для гербария и используется во множестве вариантов: сушка в гербарных сетках между слоями пористой бумаги или гигроскопической ваты, сушка в сукне и др. (Сюзев, 1949; Мамонтова, 1959). Вместе с тем это и самый малоэффективный метод по затратам времени, труда и материалов: в теплую сухую погоду при ежедневной смене бумаги большинство растений сохнет 3—4 суток, а для высушивания побегов многих видов вечнозеленых деревьев с кожистыми листьями, суккулентов и растений с мясистыми стеблями требуется 8—15 суток и более. Такая сушка требует большого количества сменяемой пористой бумаги (или других материалов) и ее ежедневного просушивания. Кроме того, листья, цветки и плоды некоторых видов при сушке «холодным» способом теряют естественную окраску; сочные растения с мясистыми листьями (виды *Sedum*, *Sempervivum*, *Orobanche*, *Lathraea* и др.), с мясистыми клубнями, а также некоторые луковичные и клубнелуковичные растения загнивают при сушке или вообще не поддаются ей, длительное время сохраняя жизнеспособность (для таких растений применяется предварительная обработка кипятком — Сюзев, 1949). Метод сушки при повышенных температурах (более 50°) характеризуется значительной скоростью диффузии влаги из растений в гигроскопический прессующий материал, что, видимо, обусловлено гибелью клеток и связанной с ней увеличенной проницаемостью клеточных мембран. Он дает удовлетворительные результаты (в смысле сохранения естественной окраски растений) при равенстве скоростей диффузии воды из растений и испарения воды из гигроскопического прессующего материала. Метод «горячей» сушки растений в обычных гербарных сетках не удовлетворяет этому условию: в толстых пачках при повышенных температурах растения быстро чернеют и становятся не пригодными для коллекции.

---

[1] Здесь не рассматриваются вопросы о консервации растений в фиксаторах (спирте, формалине) с последующим их высушиванием, что иногда практикуется в тропиках.

Приспособления, существующие для сушки растений при повышенных температурах, способствующие сохранению естественной окраски образцов, в большинстве случаев недостаточно удобны и практичны.

Имеется старый метод сушки горячим утюгом; он не нашел широкого распространения ввиду того, что сильно деформирует (разглаживает) растения и применим только к мелким и тонким образцам.

Есть указания в литературе (Davis, Heywood, 1963; Botha, Coetree, 1976) о сушке растений при слабом нагреве в гербарных сетках с прокладками из гофрированного картона или гофрированного алюминия. Испытания с широко распространенным гофрированным картоном (тарных ящиков) показали, что он сминается после 2—3-х перекладок растений, не выдерживая прессовки, и полностью утрачивает свои воздушные каналы.

Иногда практикуется сушка с нагревом в обычных гербарных сетках тонкими пачками (по 6—10 растений); при этом для большого числа образцов требуется много сеток.

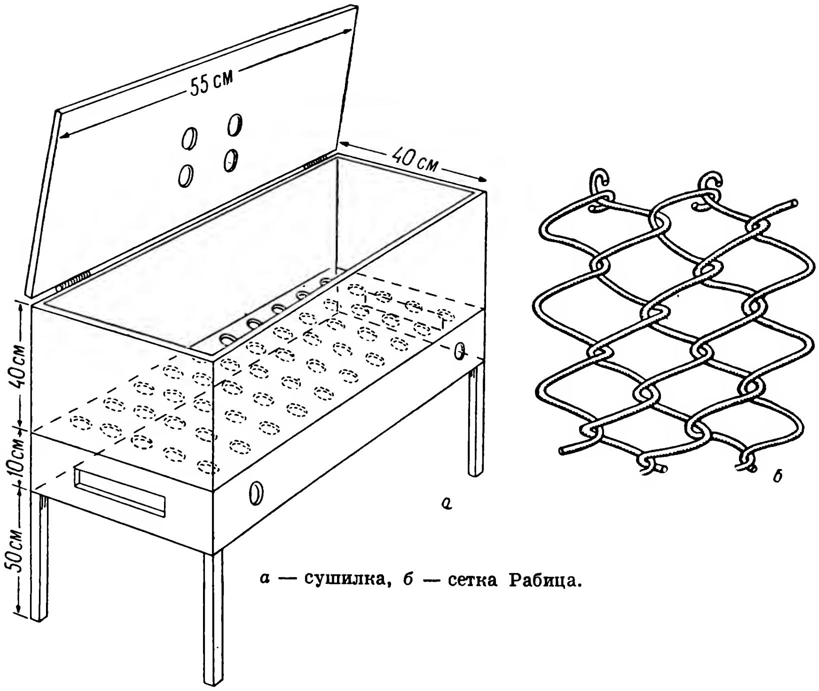
Существуют способы сушки, промежуточные между двумя основными методами, например, сушка при умеренном нагреве (до 40°) в термостате при частой смене бумаги (Мамонтова, 1959). При проверке оказалось, что листья ирисов, нарциссов, гиацинтов, видов *Sedum* и других растений с сочными листьями и цветками при таком способе сушки все же изменяют окраску или не высыхают; ввиду этого автор рекомендует соскабливать (!) перед сушкой эпидермис с одной стороны листьев.

Оригинальный метод сушки в термостате отдельных цветков (заложенных между капроновыми сетками) при нагревании до 80—85° предложил Б. Д. Гавриленко (1965). После высыхания полностью сохраняется окраска цветков *Iris*, а также некоторых представителей *Liliaceae*. Недостатком метода является его низкая производительность.

Таким образом, большинство известных нам способов быстрой сушки с нагревом недостаточно производительно и при массовых сборах совершенно не эффективно (возможно, за исключением метода с использованием прокладок из гофрированного алюминия, мало освещенного в литературе и не проверенного нами из-за дефицитности материала).

Предлагаемый ниже метод сушки гербария, проверенный авторами в течение 9 лет, сокращает до минимума затраты труда и материалов (не требуется перекладки растений и смены бумаги в процессе сушки), а также времени (обычно большинство растений полностью высыхает за 6—12 час.); он весьма производителен, не зависит от погодных условий, применим как в стационарной, так и в полевой обстановке. Окраска и другие особенности гербарных образцов, высушенных этим способом в 1967 г., не изменились при хранении до настоящего времени.

Как уже было сказано выше, для успеха сушки при повышенных температурах очень важна достаточно интенсивная вентиляция внутри спрессованной гербарной пачки; она необходима для испарения влаги, диффун-



а — сушилка, *б* — сетка Рабица.

дирующей из растений в гигроскопический прессующий материал (которым обычно служит бумага). Если поместить в гербарную сетку лишь 2—4 растения, каждое из которых покрыто 3—4 листами бумаги, и спрессовать, то такую тонкую пачку можно быстро высушить при нагреве с хорошими результатами (с сохранением естественной окраски растений); при значительно большем числе растений (свыше 5) в одной пачке не обеспечивается достаточная скорость испарения влаги. Для повышения эффективности этого способа необходимо сложить много таких тонких пачек с растениями, разделив их вентиляционными каналами, которые не должны препятствовать прессовке и испарению влаги. В качестве таких разделительных вентиляционных каналов нами предлагаются довольно распространенные (как заградительные) стальные сетки Рабица из проволоки диаметром 0.6—0.8 мм с площадью ячеек около 2 см^2 и толщиной около 8 мм (ширина вентиляционного канала около 6 мм, см. рисунок, *б*). Рулон сетки нарезают в форме прямоугольников, равных формату гербарного листа или на 1—2 см больше; обрезанные концы проволок соединяют друг с другом кольцами, чтобы сетка не рассыпалась. Такая сетка обладает большой механической прочностью, не сминается при прессовке, выравнивает, но не раздавливает растения, надежно сохраняя вентиляционные каналы, разделяющие пачки. Одна сетка весит около 180 г, при транспортировке легко сворачивается в компактную трубку диаметром около 4 см.

Закладка растений производится следующим способом: на одну сторону гербарной сетки кладут двойной лист фильтрующей бумаги, на него укладывают (в зависимости от толщины и сочности) 2—4 растения в двойных листах бумаги («рубашках») с бумажными прокладками между каждой «рубашкой» из 1—2 листов для лучшей прессовки, и все это покрывают вышеупомянутой проволочной сеткой; на нее снова кладут лист бумаги и 2—4 «рубашки» с прокладками между ними и снова покрывают сеткой, и т. д. Полученную толстую пачку, содержащую обычно до 20—30 вентиляционных сеток и до 100—120 растений, туго прессуют и ставят в вертикальном положении (для движения теплого воздуха по вентиляционным каналам) над нагревателем, имеющимся в распоряжении у коллектора (электроплитка, печь, сушильный шкаф, керосинка).

Наиболее эффективно сушка происходит в специальных камерах. Сконструированная авторами статьи стационарная сушильная камера в течение многих лет используется в Гербарии Центрального Ботанического сада АН ГрузССР (г. Тбилиси); она состоит из двух частей: верхней (см. рисунок, *б*), куда закладывается гербарная сетка, и нижней, где помещается нагреватель. Верхняя камера изготовлена из листового дюралюминия толщиной 1 мм; дно камеры имеет отверстия для тока воздуха; стенки и крышка для теплоизоляции покрыты гофрированным картоном. В крышке имеются 4 вентиляционных отверстия диаметром 3 см каждое с вращающимся регулятором. Нижняя часть изготовлена из листовой стали толщиной 1 мм, боковые ее стенки имеют 2 отверстия диаметром 1 см каждое. В нижней камере вмонтирован электронагреватель мощностью 800 ватт, поддерживающий температуру 60—70°.

Для работы в полевых или полустационарных условиях конструкция этой сушилки может быть значительно упрощена и сделана разборной. При наличии электричества нагреватель заменяется 600-ваттной электроплиткой, а камеру заменяет любая упаковочная картонная коробка, габариты которой примерно на 5—10 см (или больше) превосходят пачку спрессованных растений. Такую коробку можно сшить на месте обычными нитками из подходящих кусков тарного гофрированного картона, используемого для упаковки продовольственных товаров, сигарет и т. д. В эту коробку устанавливают пачку спрессованных растений, ниже которой на 20—25 см помещают нагреватель. В случае отсутствия электричества можно использовать дровяную (железную или кирпичную) печь, керосинку. В последнем случае на нее надо положить металлический лист, являющийся вторичным источником тепла, и следить, чтобы продукты сгорания керосина не попадали к высушиваемым растениям. Опыт показал, что в среднем 1 л керосина достаточен на 10—12 час. сушки.

Сушка растений с помощью вышеописанных приспособлений возможна при 40—50°, но наиболее эффективна при 70—80°. Подавляющее большинство растений флоры Кавказа при этой температуре полностью высыхает за 6—12 час. (практически за одну ночь), и лишь растения с кожистыми или сочными листьями, луковицами и сочными плодами сохнут около 24 час. (не требуя смены бумаги).

После «горячей» сушки большинство растений сохраняет естественную окраску лучше, чем при «холодной». Например, чернеющие при обычной сушке листья *Pyrus caucasica*, *Laurocerasus officinalis*, *Ilex aquifolium*, *Salix pentandra*, *Magnolia grandiflora*, виды *Lilium*, *Orchis*, *Iris* и другие не изменяют окраски после «горячей» сушки. Отрицательные результаты получены лишь при сушке *Aucuba japonica* и *Lathraea squamaria* (их листья и стебли чернели как и при обычной сушке).

В течение 24 час. без смены бумаги сохнут сочные плоды таких видов, как *Pyrus caucasica*, *Juglans regia*, *Gingko biloba*, *Cephalotaxus fortunei*, *Berberis vulgaris*, *Cydonia vulgaris*, *Mespilus germanica*; цвет плодов, как и при использовании обычных методов, не всегда сохраняется. В некоторых случаях высушенные растения или их части непосредственно после сушки становятся хрупкими (в результате пересушивания), но через 2—3 часа приобретают достаточную эластичность, поглощая влагу из воздуха.

ЛИТЕРАТУРА

Гавриленко Б. Д. (1965). Способ сушки цветков ирисов с сохранением их естественной окраски. Бот. ж., 50, 10. — Мамонтова В. А. (1959). Засушивание растений с сохранением их цвета и формы. — Сюзев П. В. (1949). Гербарий. — Botha D. J., J. Coetree. (1976). A portable drier for herbarium specimens. J. South Afr. bot., 42, 1. — Davis P. H., V. H. Heywood. (1963). Principles of Angiosperm taxonomy.

Центральный Ботанический сад
АН Грузинской ССР,
Тбилиси
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 XI 1976.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 58 : 665 : 347.4 (575)

О. В. Чернева

НОВЫЙ ВИД КОТОВНИКА *(LAMIACEAE)* ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

O. V. TSCHERNEVA. THE NEW *NEPETA* SPECIES (*LAMIACEAE*) FROM MIDDLE ASIA

Среди растений, собранных В. П. Бочанцевым в Бадхызе в 1976 г., мы обнаружили новый вид однолетней *Nepeta* L. из секции *Micranthae* (Boiss.) Pojark. и назвали его в честь В. П. Бочанцева, широко известного исследователя флоры Азии и Африки.

Nepeta botschantzevii Tschern. sp. nov. — Planta annua 5—20 cm alta, radice verticali tenui. Caulis erectus, pro more sipmlex, rarissime inferne ramis floriferis 1—2-paribus praeditus, pilis glandulosis brevibus et applanatis articulatis (4—6-articulatis) longis in internodiis densius congestis obsitus. Folia utrinque viridia (subtus vix glaucescentia), supra pilis applanatis articulatis stricte patentibus simplicibus laxe obtecta, margine pilis glandulosis brevibus obsita, subtus pilis similibus sed densioribus, glandulis punctatis flavis singulis per totam superficiem dispersis necnon pilis glandulosis brevibus secus nervos immixtis vestita; omnia petiolata, inferiora et media late ovata, basi cordata vel interdum truncata, margine grosse crenata, obtusa, 1—3 cm longa, 1—2.5 cm lata, petiolis 0.7—2.5 cm longis; superiora deminuta, ovata, breviter petiolata, petiolis omnibus pilis capitato-glandulosis brevibus dense tectis. Flores in cymis paucifloris (quadrifloris) congesti, breviter pedunculatis, superioribus in inflorescentiam terminalem cylindricam laxam congregatis inferioribus 1—2-paribus longius pedunculatis (pedunculis 2—3 cm longis), remotis. Pedicelli florum cymarum terminalium 0.5—0.7 cm longi, cymarum inflorescentiae inferiorum ad 1 cm longi; omnes partes axiales inflorescentiae dense glanduloso-pilosae, pilis articulatis longis singulis immixtis. Bracteae planae lanceolatae, 0.5—0.7 cm longae, margine dense ciliatae, dorso breviter glanduloso-pilosae. Calyx subincurvatus, 0.5—0.7 cm longus, in floribus anguste campanulatus, in fructibus tubulosus, fauce bilabiata, labio superiore e dentibus 3 triangularibus (dente maximo 1 mm longo et 1.5 mm lato) formato, inferiore e dentibus 2 anguste lanceolatis 2.5 mm longis, 0.2 mm latis, incisura ad 1/3 longitudinis calycis attingente interjecta constituto; calyx pilis glandulosis brevibus et articulatis planis longis (ad nervos elevatos dispositis) necnon glandulis punctatis per totam superficiem dispersis tectus. Corolla 6—7 cm longa, syringeo-coerulea, ad limbum in calycem inclusa, extus pilosa, tubo 3—3.5 cm longo, in collum infundibuliforme 1—1.5 mm longum sensim dilatato, labio superiore erecto, in lobos orbiculares profunde dissecto, lobo medio labii inferioris reniformi, margine grosse dentato, lateralibus horizontaliter prostratis, semiorbicularibus. Stamina posteriora labio superiore breviora. Nuculae orbiculari-oblongae, 2 mm longae, 1.5 mm latae,ventre costa obtusa notatae, atro-brunneae, parvituberculatae.

Typus: Turcomania, Badchyz, in viciniis castelli Akar-Czeschme, in schistosis, 10 V 1976, № 689, V. P. Botschantzev (LE).

Isotypi: Turcomania, Badchyz, in viciniis castelli Penchan-Czeschme; in argillis gypsaceis denudatis ad occidentem a castello 14 V 1976,

№ 770, V. P. Botschantzev (LE); Badchyz inter castella Kepelja et Akar-Czeschme, declivitates abruptae, arenoso-schistosae alvei sicci, 4 V 1976, № 459, V. P. Botschantzev (LE); Badchyz, in viciniis castelli Akar-Czeschme, declivitates argilloso-lapidosae, 20 IV 1976, № 80, V. P. Botschantzev (LE).

Species nostra locum intermedium inter *N. saccharatam* Bunge et *N. ispahanicam* Boiss. tenet, sed ob characterem inflorescentiae et calycem subincurvatum ad seriem *Micranthae* Pojark. referenda est. A *N. saccharata* Bunge forma et pubescentia foliorum, inflorescentia compactiore et nuculis brunneis parvituberculatis bene differt. A *N. ispahanica* Boiss. inflorescentia laxa, calyce subincurvato, corollae forma et dimensionibus necnon nucula latiore distat.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 X 1976.

УДК 005 : 582.273

Л. П. Перестенко

О НЕКОТОРЫХ ПОПРАВКАХ К РОДАМ *ABBOTIA* PEREST. И *KALLYMENIOPSIS* PEREST.

L. P. PERESTENKO. ON SOME CORRECTIONS TO *ABBOTIA* PEREST. AND *KALLYMENIOPSIS* PEREST. GENERA

В статье автора «Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales*, *Rhodophyta*)», опубликованной в Ботаническом журнале (т. 60, № 12, 1975), описываются новые род и вид *Abbotia araneosa* Perest. (*Dilseaceae*, *Rhodophyta*).

Название нового рода оказалось неудачным, как сообщил автору статьи председатель Комитета по водорослям Интернационального бюро по таксономии и номенклатуре растений доктор П. Силва (P. C. Silva). Оно было использовано ранее Рафинеском (Rafinesque, New Flora 1 : 36, 1836) при описании представителя сем. *Juncaginaceae*. В связи с этим мы предлагаем новое название этого рода:

Abbottia Perest. nom. nov. (*Rhodophyta*, *Dilseaceae*). — *Abbotia* Perest., Бот. журн., 60, 12, 1975 : 1676—1688, non *Abbotia* Rafinesque, New Flora 1 : 36, 1836 (*Juncaginaceae*).

В упомянутой выше статье 1975 г. в описании нового рода *Kallymeniopsis* Perest. следовало указать тип:

Genus *Kallymeniopsis* Perest.

Typus generis. *Kallymeniopsis lacera* (P. et R.) Perest.

Наконец, в видовом названии *Beringia costanea* Perest. необходимо исправить опечатку. Должно быть *Beringia castanea* Perest.

Пользуюсь возможностью поблагодарить доктора П. Силву за любезное замечание.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 IX 1976.

СООБЩЕНИЯ

УДК 571.781 [582.675.4+582.782+582.894] (571.61/64)

Р. С. Климова

РАННЕПАЛЕОГЕНОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМЕЙСТВ *MENISPERMACEAE, RHAMNACEAE* И *CORNACEAE* ПРИМОРЬЯ

R. S. KLIMOVA. LOWER PALEOGENE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *MENISPERMACEAE, RHAMNACEAE* AND *CORNACEAE* OF PRIMORYE

Описываются новые и редко встречающиеся виды по отпечаткам листьев: *Cocculus ezoensis* Tanai, *Ziziphus* ovalis Klim. sp. nov., *Z. parvula* Klim. sp. nov., *Cornus protopaucinervis* Klim. sp. nov. из палеоценово-эоценовых отложений Приморья.

Описываемые отпечатки растений собраны впервые мною совместно с геологами И. Д. Елютиной и В. Н. Овечкиным в 1973 и 1974 гг. в пачке песчаников, подстилающей толщу андезитов и андезито-базальтов в естественном обнажении, расположенном в верховьях безымянного ручья, в 2 км юго-западнее устья р. Пещерной (междуречье рек Кемы и Амгу, рис. 1).

Описание разреза (сверху вниз).

1. Песчаник серый гравелистый — 0.25 м.
2. Песчаник зеленовато-серый, мелкозернистый, туфогенный, с небольшими линзами алевролита мощностью 2—3 мм, с включениями овалоидов, с отпечатками растений хорошей сохранности — 0.80 м.
3. Песчаник желтовато-серый, неравномерно-зернистый, туфогенный, слюдистый, с растительным детритом — 0.05 м.
4. Песчаник, аналогичный песчанику слоя № 3. В слое отпечатки растений хорошей сохранности — 1.00 м.
5. Аргиллит зеленовато-коричневый, иногда тонкоплитчатый, с включениями овалоидов — 0.08 м.
6. Песчаник, аналогичный песчанику слоев №№ 3 и 5, но более грубозернистый, — 0.30 м.
7. Песчаник, аналогичный песчанику слоя № 4, — 0.98 м.

В составе рассматриваемой коллекции, собранной из слоя № 2 (400 экземпляров), определены *Osmunda* sp., *Pinus* sp., *Picea* sp., *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Cunninghamia* sp., *Quercus* sp., *Betulaceae* sp., *Alnus* cf. *ezoensis* Tanai, *Corylus* sp., *Ulmus* sp., *Zelkova furcinervis* Bors., *Ziziphus ovalis* Klimova sp. nov., *Z. parvula* Klimova sp. nov., *Ziziphus* sp., *Cocculus ezoensis* Tanai, *Menispermum* sp., *Acer* sp. (крылатка), различные представители рода *Trochodendroides*,[1] *Cornus protopaucinervis* Klimova sp. nov., *Vitis* sp., *Cissus* cf. *adnatifolia* Holl., *Viburnum obliquum* Holl., *Viburnum* sp., *Phyllites* sp.

Растительные остатки представлены отпечатками веточек хвойных и листьев покрытосеменных растений коричневого или темно-коричневого цветов, отличающихся от цвета породы. Фитолейма не сохранилась.

---

[1] Отпечатки листьев *Trochodendroides* еще не определены окончательно, что будет сделано при дальнейшей работе над данной флорой.

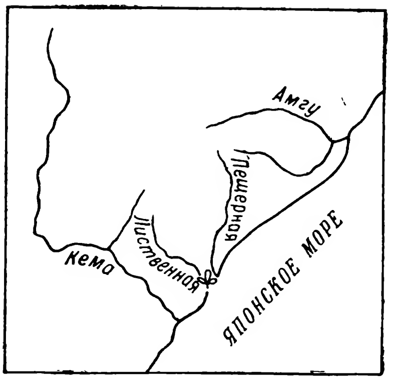


Рис. 1. Местонахождение ископаемых растений.

В небольшом количестве в коллекции встречаются отпечатки плодов кустарниковых и древесных форм покрытосеменных растений — крылатки и летучки. Рассматриваемая флора своеобразна: она не отличается большим видовым разнообразием, несмотря на довольно большое количество собранных отпечатков. Из хвойных подавляющее большинство отпечатков принадлежит таксодиевым. Из широколиственных пород преобладают листья архаичного рода *Trochodendroides*, а также листья *Cocculus* и *Ziziphus*. Из других покрытосеменных встречаются единичные экземпляры представителей семейств *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Aceraceae*, *Oleaceae*, *Menispermaceae*. Среди отпечатков листьев, относящихся к роду *Ziziphus*, установлены два новых вида. Наиболее изученными на Дальнем Востоке флорами, с которыми можно сравнивать данную ископаемую флору, являются верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области (Криштофович, Байковская, 1966), флора р. Тахобе (Борсук, 1952; Аблаев, 1974), эоценовая флора нижнедуйской свиты Сахалина (Борсук, 1956), раннепалеогеновая флора (палеоценово-эоценовая и эоценово-раннеолигоценовая) Южного Приморья, п-в Речной (Климова, 1971). Полного тождества рассматриваемая ископаемая флора не имеет ни с одной из этих флор. Сходство с верхнемеловыми флорами проявляется в преобладании среди хвойных представителей семейства таксодиевых, а среди покрытосеменных — видов архаичного рода *Trochodendroides*. В отличие от верхнемеловых флор в изученной нами флоре присутствуют более молодые виды — *Alnus* cf. *ezoensis*, *Cocculus ezoensis*, *Ziziphus ovalis* sp. nov., *Z. parvula* sp. nov., *Cornus protopaucinervis* sp. nov., *Viburnum obliquum* и отсутствуют меловые виды папоротников, типичных позднемеловых представителей хвойных (*Sequoia ambigua*) и покрытосеменных — *Grewiopsis*, *Protophyllum* и др. От эоценово-олигоценовых и олигоценовых флор исследованная ископаемая флора отличается незначительным участием представителей *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Aceraceae*. Наблюдается большое сходство с раннепалеогеновой флорой Грин-Ривер Северной Америки (Lesquereux, 1878) и Аляски (Hollick, 1936). Возможно, что флора бассейна р. Пещерной отражает период становления раннепалеогеновой флоры. В настоящее время мы относим ее к палеоцену—раннему эоцену.

Семейство MENISPERMACEAE

Cocculus ezoensis Tanai

Табл. I, *7*, *10*; табл. II, *1*, *5*, *6*, *8* (см. вклейки); рис. 2, *а*

Cocculus ezoensis Tanai, Tanai, 1970, The oligocene floras from the Kushiro coal Field, p. 479, pl. 11, fig. 1,5; pl. 12, fig. 2.

Исследованные отпечатки: №№ 16, 23, 25, 93, 97, 200, 201, 228 и др., коллекция № 430, палеоцен—эоцен, бассейн р. Пещерной, северо-восточное Приморье, музей Приморского территориального геологического управления (ПТГУ), г. Владивосток.

Описание. Листья овальные или округлые, 3.2—6.5 см дл. и 4—10 см шир. Верхушка тупозакругленная, усеченная или с небольшой сердцевидной выемкой, в которой иногда бывает хорошо видно утолщенное окончание главной жилки. Основание клиновидное или ширококлиновидное, низбегающее на черешок. Край ровный или неравномерно-вол-

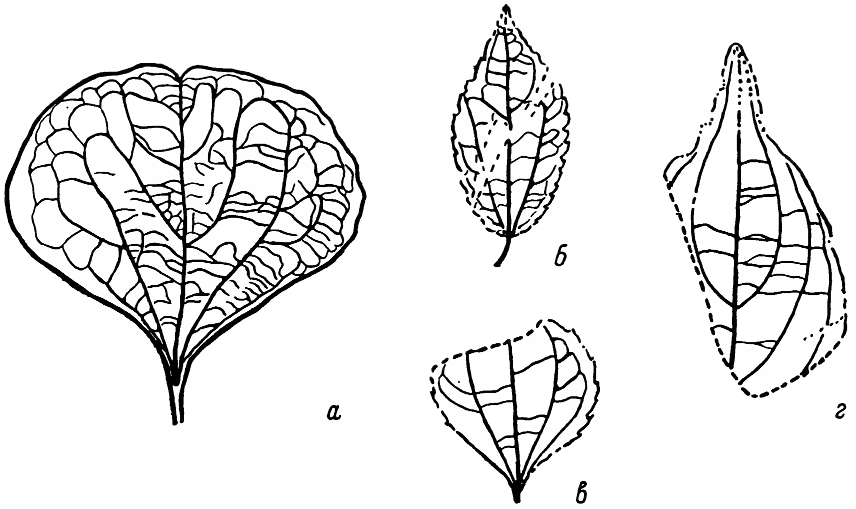


Рис. 2.

а — *Cocculus ezoensis* Tanai, экз. № 243; *б* — *Ziziphus parvula* Klimova sp. nov., голотип, экз. № 210 *в* — *Z. ovalis* Klimova sp. nov., экз. № 217; *г* — *Cornus protopaucinervis* Klimova sp. nov., голотип экз. № 246.

Все рисунки в натуральную величину.

нистый. На некоторых экземплярах сохранился толстый черешок 3—4 см дл. Жилкование пальчато-перистое. Три хорошо развитые сильные жилки выходят из черешка. Одна из них — средняя или главная жилка — прямая, к верхушке заметно утончается. Боковые базальные жилки отклоняются от главной под углом 30—35—40°; дуговидно изгибаясь, они подходят к верхушке листа, где петлевидно соединяются с нижней парой вторичных жилок. Вторичные жилки более тонкие, в количестве 3—4 пар, ответвляются от главной под углом 55—60°, петлевидно соединяются друг с другом. С внешней стороны от базальных жилок ответвляются 5—6 более тонких жилок, петлевидно соединяющихся друг с другом вблизи края. Третичные жилки хорошо развитые, изогнутые, разветвленные, редко расположенные. На некоторых листьях видна сеть с полигональными ячейками, образованная жилками низших порядков.

Сравнение. В коллекции 47 отпечатков листьев рассматриваемого вида. Они сильно варьируют по форме и величине. Отпечатки имеют некоторое морфологическое сходство с листьями современных представителей *Hedera*, *Sinomenium*. Однако наибольшее сходство наблюдается с листьями современного рода *Cocculus*. Кроме того, у листьев современных представителей *Cocculus* так же, как и у ископаемого вида, наблюдается большая изменчивость размеров и формы. Из современных *Cocculus* наибольшее сходство с отпечатками имеют восточно-азиатские виды. По форме листьев ископаемый вид близок современному *C. glaucescens* Blume, произрастающему в южном Китае. По жилкованию и низбеганию листовой пластинки на черешок отпечатки листьев больше напоминают современный *C. thunbergii* DC., произрастающий в Корее и Японии, и *C. trilobus* Merill, распространенный в Китае, Корее, Японии. В ископаемом состоянии отпечатки листьев *Cocculus* встречаются редко. Они наиболее сходны с японским видом *C. ezoensis*. От *C. schischkinii* Iljinskaja (Ильинская, 1972) из среднего олигоцена Казахстана экземпляры из Приморья отличаются ровным или неравномерно-волнистым краем, клиновидным, низбегающим на черешок основанием.

Семейство **RHAMNACEAE**

Ziziphus parvula Klimova sp. nov.

Табл. I, *3*, *4*; табл. II, *4*; рис. 2, *б*

Голотип: экземпляр № 210 с частично сохранившимся противоотпечатком; коллекция № 430, палеоцен—эоцен, бассейн р. Пещерной, северо-восточное Приморье; музей ПТГУ, г. Владивосток (табл. I, *3*).

Диагноз. Листья ланцетные, мелкие. Верхушка заостренная, слегка оттянутая. Книзу листья суженные, само основание слегка закругленное. Край мелкопильчатый. Базальные жилки отходят от главной в основании листа и поднимаются несколько выше его середины.

Исследованные отпечатки: №№ 12, 39, 210—213.

Описание. Листья ланцетные, мелкие или средней величины от 3 до 4.5 см длины при ширине от 1.5 до 2.5 см. Верхушка заостренная, слегка оттянутая; кончик верхушки притупленный. В нижней части листья клиновидносуженные, но само основание слегка закругленное. На некоторых экземплярах сохранился черешок до 0.5 см длины. Край за исключением кончика листа мелкозубчатый. Зубчики небольшие, с длинной нижней стороной и очень короткой верхней, заканчиваются небольшим острием. Начинаются они почти у самого основания листа, кончик листа цельнокрайный. В основании листа от средней жилки отходит пара базальных жилок, поднимающихся обычно до $^2/_3$ длины листа, но иногда почти до самой верхушки. На отдельных экземплярах (№ 213) базальные жилки ответвляются от главной и на некотором расстоянии идут близко и параллельно ей. Поэтому создается впечатление, что они начинаются выше основания листа. От базальных жилок отходят по 4—5 тонких ответвлений, которые вблизи края листа петлевидно соединяются между собой или с окончаниями дополнительных базальных жилок. В край идут тонкие ответвления от этих петель. Ниже базальных жилок на некоторых экземплярах заметны тонкие и короткие дополнительные базальные жилки. Они поднимаются невысоко, проходят близко к краю, петлевидно соединяются с ответвлениями основных базальных жилок в нижней трети листа. Вторичные жилки тонкие, в количестве двух-трех, ответвляются от главной в верхней трети листа, петлевидно соединяются между собой вблизи края листа.

Сравнение. Виды *Ziziphus* в ископаемом состоянии наиболее характерны для раннепалеогеновых и верхнемеловых отложений Дальнего Востока и Северной Америки. Однако форм, найденных нами, нигде не установлено. Рассматриваемые отпечатки листьев имеют наибольшее сходство с *Ziziphus* sp., описанным А. Н. Криштофовичем из верхнемеловых отложений Цагаяна (Криштофович, Байковская, 1966). Однако у приморских экземпляров базальные жилки не поднимаются так высоко, а обычно только несколько выше средины листа. Кроме того, зубцы у рассматриваемых экземпляров более крупные и начинаются почти у самого основания листа. *Z. parvula* относится к группе видов, имеющих эллиптические листья с 1—2 парами базальных жилок, не поднимающимися высоко, с пильчатыми зубцами, начинающимися почти от основания листа. Наиболее близкие виды — *Z. cinnamomoides* Lesq. из раннеэоценовой флоры Грин-Ривер Северной Америки (Lesquereux, 1878) и *Z. dakotensis* Lesq. из верхнемеловых отложений флоры Дакоты Северной Америки (Lesquereux, 1892). Эти два вида отличаются от приморских экземпляров более крупными и узколанцетными листьями, более крупными и острыми, редко расположенными зубцами, начинающимися выше основания листа. *Z. meekii* Lesq. (Lesquereux, 1878) из раннеэоценовой флоры Грин-Ривер Северной Америки и *Z. serrulatus* Ward (Ward, 1887) из верхнемеловых отложений Северной Америки имеют мелкие, прижатые к краю зубцы, начинающиеся близко к основанию листа, а базальные жилки начинаются в основании листа, как у рассматриваемых приморских экземпляров.

Однако американские виды *Z. meekii* и *Z. serrullatus* отличаются широкоэллиптической, почти яйцевидной формой, высоко поднимающимися базальными жилками.

Ziziphus ovalis Klimova sp. nov.

Табл. I, *1*, *2*, *6*, *8*, *9*; табл. II, *2*, *3*, *7*; рис. 2, *в*

Голотип: экземпляр № 215, коллекция № 430, палеоцен—эоцен, бассейн р. Пещерной, северо-восточное Приморье, музей ПТГУ, г. Владивосток (табл. II, *2*).

Диагноз. Листья овальные, иногда слегка яйцевидные, кверху короткозаостренные; основание клиновидное, нисбегающее на черешок. Край мелкоострозубчатый. Основные базальные жилки поднимаются почти до верхушки листа.

Исследованные отпечатки: №№ 36, 47, 215—219.

Описание. Листья овальные или слегка яйцевидные, мелкие или средней величины от 3 до 4 см длины при ширине от 2.5 до 3 см. Основание клиновидно суженное. Верхушка коротко заостренная. На некоторых экземплярах сохранился черешок до 1 см длины. Край мелкоострозубчатый. Зубцы вверх направленные, редко расположенные, начинаются на некотором расстоянии от основания листа. Основание низбегает на черешок, откуда берут начало главная и базальные жилки. Внутренняя пара основных дуговидно изогнутых базальных жилок поднимается высоко, почти до верхушки листа. Внешние, более тонкие, дополнительные базальные жилки также идут из черешка, петлевидно соединяются с ответвлениями основной пары базальных жилок в нижней трети листа или поднимаются до средины листа. Вторичные жилки тонкие, в количестве двух или трех, ответвляются от главной в верхней трети листа, петлевидно соединяются с окончанием основной пары базальных жилок или с соседними вторичными жилками. Третичные жилки тонкие, почти перпендикулярные главной жилке, редко расположены, в средней части изогнутые или разветвленные.

Сравнение. Среди ископаемых видов *Ziziphus* не удалось найти полностью идентичных форм с рассматриваемыми отпечатками листьев. От приморского вида *Z. parvula* рассматриваемые экземпляры отличаются овальной формой, узкоклиновидным основанием, нисбегающим на черешок, высоко, почти до верхушки листа поднимающимися базальными жилками; более мелкими и острыми зубцами, начинающимися выше основания листа. Из раннепалеогеновых и верхнемеловых отложений Северной Америки описаны некоторые формы, имеющие сходство с рассматриваемыми отпечатками: *Z. meekii*, *Z. serrulatus* и *Z. hyperboreus* Lesq. Наибольшее сходство наблюдается с экземплярами *Z. hyperboreus* Heer (Heer, 1871), описанными Геером из палеоценовых отложений Атанекердлука в Гренландии. У *Z. hyperboreus* так же высоко, почти до верхушки листа поднимаются основные базальные жилки. Кроме того, край листа тоже мелкопильчатый и зубцы начинаются выше основания листа. Однако отпечатки листьев из Приморья отличаются овальной формой, клиновидным, нисбегающим на черешок основанием. *Z. hyperboreus* (Heer, 1868), впервые описанный Геером из этих же отложений, отличается от других изображений этого вида узкой вытянутой формой, неясно выраженными зубцами. Кроме того, это нецельный отпечаток листа, не имеющий верхушки и основания. Поэтому с ним нельзя проводить достаточно полного сравнения. Вероятно, в качестве типа *Z. hyperboreus* надо рассматривать второе изображение и описание (Heer, 1871, p. 482, t. L, fig. 20). Этот вид (Криштофович, Байковская, 1966), описанный из верхнемеловой флоры Цагаяна, отличается более крупными размерами листа, яйцевидной формой его и сердцевидным основанием. *Z. serrulatus* (Ward, 1887) из верхнемеловой флоры Лярами в Северной Америке и *Z. meekii* (Lesquereux, 1878) из эоценовых отложений штата Вайоминг Северной Америки сходны с рассматриваемыми экземплярами по характеру жилкования. Основные базальные жилки поднимаются высоко, почти до верхушки листа. Но эти виды *Ziziphus* отличаются от экземпляров из Приморья яйцевидной формой, ширококлиновидным или срезанным основанием. Базальные жилки начинаются в основании листа.

Кроме того, у *Z. meekii* зубцы более крупные, городчато-пильчатые, начинаются почти у основания листа. Некоторое сходство наблюдается с японским видом *Z. harutoriensis*, описанным Танаи из нижнеолигоценовых отложений о. Хоккайдо в Японии (Tanai, 1970). Сходство проявляется в овальной или яйцевидной форме листьев, мелкоострозубчатом крае. Однако между ними имеются существенные отличия. Листья *Z. harutoriensis* ширококлиновидные или закругленные в основании. Кроме того, основные базальные жилки *Z. harutoriensis* начинаются от главной жилки, на некотором расстоянии выше основания листа.

Семейство CORNACEAE

Cornus protopaucinervis Klimova sp. nov.

Табл. I, *5*; рис. *2*, *г*

Голотип: экземпляр № 246 с частично сохранившимся противоотпечатком, коллекция № 430, палеоцен—эоцен, бассейн р. Пещерной, музей ПТГУ, г. Владивосток (табл. I, *5*).

Диагноз. Листья средней величины, обратнояйцевидные, с заостренной, коротко оттянутой верхушкой, цельнокрайные. Вторичные жилки в количестве 3—4 пар, супротивные. Третичные жилки редкие, тонкие, перпендикулярные вторичным.

Исследованные отпечатки: экземпляр № 246 с противоотпечатком.

Описание. Лист обратнояйцевидный, около 6 см дл., около 3 см шир. Верхушка заостренная, оттянутая в короткий, широкий кончик. Основание не сохранилось. Но судя по изогнутости края в нижней части листа, оно было закругленное или ширококлиновидное. Край цельный, на отдельных участках мелковолнистый. Главная жилка к верхушке заметно утончается. Вторичные жилки почти такой же толщины, как главная, дуговидноизогнутые, супротивные, в количестве четырех, ответвляются от главной под углом 60°. Третичные жилки прямые, извилистые, изогнутые или вильчато-разветвленные, перпендикулярны вторичным, редкие.

Сравнение. В ископаемом состоянии не удалось найти листьев, аналогичных описанным. От ранненеогеновых видов *Cornus* рассматриваемые отпечатки отличаются главным образом меньшим количеством вторичных жилок. *C. minoensis* Huzioka (Huzioka, 1972), кроме того, имеет более крупные размеры и широкояйцевидную форму. *Cornus studeri* Heer из миоцена о. Сахалина (Heer, 1878б) и миоцена юго-западной Сибири (Heer, 1878а) отличается эллиптической формой листа, большим количеством вторичных жилок (8—9). В Приморье отпечатки листьев *Cornus* впервые описаны А. Н. Криштофовичем (1962) из миоценовых отложений р. Амгу как *C. studeri*. От рассматриваемого отпечатка амгинские экземпляры отличаются эллиптической формой, бóльшим количеством вторичных жилок (8). Наибольшее сходство проявляется с экземплярами *Cornus miovalteri* Hu and Chaney (Hu, Chaney, 1940). Однако последний отличается бóльшим количеством очередных вторичных жилок (5), постепенно заостренной, не оттянутой верхушкой. Из современных видов *Cornus* наибольшее сходство с ископаемым имеют два восточноазиатских вида: *C. officinalis* Sieb. et Zucc. и *C. paucinervis* Hance. Первый произрастает в Японии. Листья этого вида имеют 5—7 вторичных жилок и по форме сходны с отпечатками листьев. *Cornus paucinervis* встречается в центральном и юго-западном Китае. Листья этого вида имеют обычно три вторичные жилки и по форме близки к отпечаткам листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. (1974). Позднемеловая флора восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. — Борсук М. О. (1952). Ископаемая флора верхнемеловых отложений Приморья (р. Тахобе). — Борсук М. О. (1956). Палеогеновая флора Сахалина. — Ильинская И. А. (1972). Уточнение объема рода *Trochodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus*. Бот. ж., 57, 1. — Климова Р. С. (1971). О возрасте стратотипов надеждинской и усть-давыдовской свит. Информац. сборн. Приморского геол. упр., № 7. Владивосток. — Криштофович А. Н. (1962). Третичные растения с р. Амгу Приморской области, собранные А. Г. Кузнецовым. В кн.: А. Н. Криштофович. Избр. тр., II. — Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1966). Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. В кн.: А. Н. Криштофович. Избр. тр., III. — Heer O. (1868). Flora fossilis arctica. Die fossile flora der Polarlander, I. — Heer O. (1871). Flora fossilis arctica. Die fossile Flora der Polarlander, II. — Heer O. (1878a). Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens and des Amurlandes. Memoires l'Academie Imperiale des Sci. de St. Petersbourg, VII : XXV—6. — Heer O. (1878б). Miocene Flora der Insel Sachalin. Memoires l'Academie Imperiale des Sci. de St. Petersbourg, VII : XXV—7. — Hollick A. (1936). The tertiary floras of Alaska. Geol. Survey, Prof. Paper 182. — Hu H. H., Chaney R. W. (1940). A miocene flora from Shantung province, China. Carnegie Inst. Publ., 507. — Huzioka K. (1972). The tertiary floras of Korea. Journ. of the Mining Coll. of Akita Univ., V; 1. — Lesquereux L. (1878). The tertiary flora. Contributions to the fossil flora Western territories, VII : II. — Lesquereux L. (1892). The flora of the Dakota Group. — Tanai T. (1970). The oligocene floras from the Kushiro coal Field Hokkaido, Japan. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Geol. and Mineral., XIV : IV. — Tanai T., N. Suzuki. (1965). Late tertiary floras from Northeastern Hokkaido, Japan. Palaeontological Soc. Japan, Special papers, 10. — Ward L. F. (1887). Types of the Laramie flora. Bull. of the United States Geol. Survey, 37.

Южно-Приморская экспедиция
Приморское территориальное геологическое управление,
Владивосток.

Получено 18 XI 1975.

УДК 581.4 : 581.46 : 582.542 : 633. 291

Л. Р. Петрова, А. В. Добротворская

МОРФОЛОГИЯ ЛОДИКУЛ БАМБУКОВ

L. R. PETROVA, A. V. DOBROTVORSKAYA. MORPHOLOGY OF LODICULES IN BAMBOOS

Исследованы лодикулы 13 видов бамбуков, относящихся к трем трибам подсем. *Bambusoideae*. Выявлено большое морфологическое разнообразие лодикул по размерам, форме, степени опушения, типам волосков и характеру жилкования. Намечены некоторые пути эволюции лодикул злаков.

Цветковыми пленками, или лодикулами (lodiculae), называются чешуевидные структуры, располагающиеся в цветках большинства злаков (*Poaceae*) между тычинками и цветковыми чешуями.

После того как Стеббинс (Stebbins, 1956) указал, что морфология лодикул является одним из лучших диагностических признаков в систематике злаков, интерес к ним среди ботаников, главным образом таксономистов, значительно возрос. Появились работы, в которых дана подробная морфологическая характеристика лодикул представителей различных родов и триб злаков (Добротворская, 1961, 1962; Hsu, 1963, 1965; Takagi, 1964, 1967; Tateoka, 1967; Tateoka, Takagi, 1967; Jirásek, Jozifova, 1968; Jirásek, 1969; Петрова, 1970, 1971; Pissarek, 1971; Calderon, Soderstrom, 1973; Гудкова, 1974).

Однако еще нет обобщающей работы по лодикулам всех злаков. В частности, мало данных по морфологии и анатомии лодикул одной из древних групп злаков — подсем. *Bambusoideae*, у представителей которого они хорошо развиты.

Нами проведено изучение морфологии лодикул представителей различных триб и родов подсем. *Bambusoideae*.

Материал и методика

Были исследованы лодикулы 13 видов бамбуков, относящихся к трем трибам подсем. *Bambusoideae*.

1. Триба *Bambuseae* Trin.: *Bambusa glaucescens* (Willd.) Sieb. ex Munro.[1]

2. Триба *Schibataeeae* Nakai: *Schibataea kumasasa* (Zoll.) Makino ex Nakai, *Semiarundinaria fastuosa* (Mitf.) Makino ex Nakai, *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., *Ph. henonis* Bean.

3. Триба *Arundinarieae*. Aschers. et Graebn.: *Pseudosasa japonica* (Sieb. et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai, *Pleioblastus pumilus* (Mitf.) Nakai, *P. distichus* (Mitf.) Nakai, *P. hindsii* (Munro) Nakai, *P. simonii* (Carr.) Nakai, *Sasa palmata* (Marl. ex Burbridge) E. Camus, *S. kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata, *S. senanensis* (Franch. et Savat.).

Материал по 10 видам был собран на Черноморском побережье Кавказа (Батумский и Сухумский ботанические сады), три вида рода *Sasa* привезены нами с Южного Сахалина и Курильских островов (о. Кунашир).

Изучение лодикул проводилось на материале, фиксированном в 70° спирте. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 системы Аббе, микрофотографии изготовлены при помощи фотонасадки к микроскопу МБИ-11.

Результаты исследования

У всех рассмотренных нами видов бамбуков цветок содержит три хорошо развитые лодикулы, окружающие завязь.

Две передние вентральные лодикулы (рис. 1, *вл*) располагаются у основания завязи на границе смыкания краев верхней цветковой чешуи. Задняя — дорзальная (рис. 1, *дл*), как правило, меньшая по размеру — расположена с адаксиальной стороны верхней цветковой чешуи. Только у одного из исследованных нами видов бамбуков *Schibataea kumasasa* задняя лодикула крупнее передних и резко отличается от них по форме. Лодикулы свободные, не сросшиеся, в зрелом цветке довольно крупные. По внешнему виду и по структуре они сходны с цветковой чешуей.

Наблюдается большое разнообразие размеров лодикул у изученных видов бамбуков. Самые крупные лодикулы у *Semiarundinaria fastuosa*, *Schibataea kumasasa*, *Phyllostachys bambusoides*, *Pleioblastus pumilus*. Самые маленькие у *Bambusa glaucescens* и *Sasa kurilensis*. У остальных видов лодикулы промежуточного размера.

Форма лодикул разнообразная — от ланцетовидной у *Phyllostachys bambusoides* (рис. 2, *г*), эллиптической у *Pseudosasa japonica* и *Sasa palmata* (рис. 2, *к*, *л*) до обратнояйцевидной у *Schibataea kumasasa* и *Sasa kurilensis* (рис. 2, *б*, *н*).

Форма верхушки лодикул также неодинакова (рис. 2): у *Bambusa* клювообразная (*а*), у *Schibataea* двухлопастная (*б*), у *Semiarundinaria* полуокруглая (*в*), у *Phyllostachys bambusoides* и *Ph. henonis* верхушка лодикул несколько заостренная (*г*, *д*), у представителей рода *Pleioblastus* (*е—и*) и *Sasa* (*л—н*), а также у *Pseudosasa japonica* (*к*) — слегка притупленная.

---

[1] Все таксоны приведены по Н. Н. Цвелеву (1968).

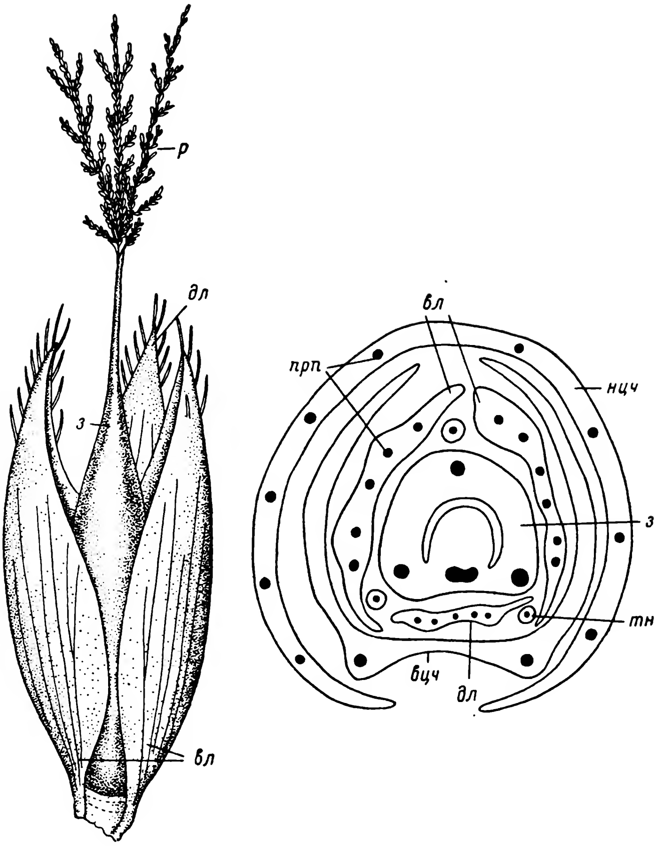


Рис. 1. Цветок *Pseudosasa japonica.*

вл — вентральные (передние) лодикулы, *дл* — дорзальная (задняя) лодикула, *нцч* — нижняя цветковая чешуя, *вцч* — верхняя цветковая чешуя, *з* — завязь, *р* — рыльце, *тн* — тычиночная нить, *прп* — проводящие пучки.

Наиболее заметные различия наблюдаются у лодикул бамбуков по опушению. По степени опушения лодикул рассмотренные нами виды бамбуков можно разделить на 3 группы: 1) с совершенно не опушенными лодикулами; 2) с лодикулами, опушенными только по краю, в верхней, суженной части; 3) с лодикулами, опушенными по всей поверхности.

К первой группе относится *Bambusa glaucescens*; ко второй — *Schibataea kumasasa* и виды рода *Pleioblastus*; к третьей — *Semiarundinaria fastuosa*, виды родов *Phyllostachys* и *Sasa.*

У бамбуков, относящихся ко второй группе, волоски, расположенные по краю лодикул, длинные, одноклеточные. Исключение составляет *Pleioblastus hindsii.* У этого вида наряду с длинными заостренными одноклеточными волосками имеются двухклеточные и трехклеточные. Во всех волосках наблюдаются спиральные утолщения клеточных оболочек, напоминающие утолщения в спиральных сосудах (рис. 3, *а*). У таких волосков, как правило, содержимое сохраняется только в апикальной клетке, которая слегка булавовидно вытянута и имеет округлую верхушку.

У видов *Sasa* поверхность лодикул сильно опушена длинными тонкими одноклеточными и двух-трехклеточными волосками. Эти волоски имеют палочковидную форму, кончик их округлен (рис. 3, *б*). В базальной клетке волоска, примыкающей непосредственно к клетке эпидермиса, много пор. В многоклеточных волосках лодикул имеются мелкие хлоропласты.

У видов, относящихся к третьей группе, наблюдается большое разнообразие в степени опушения лодикул, длине и типах волосков. У *Semi-*

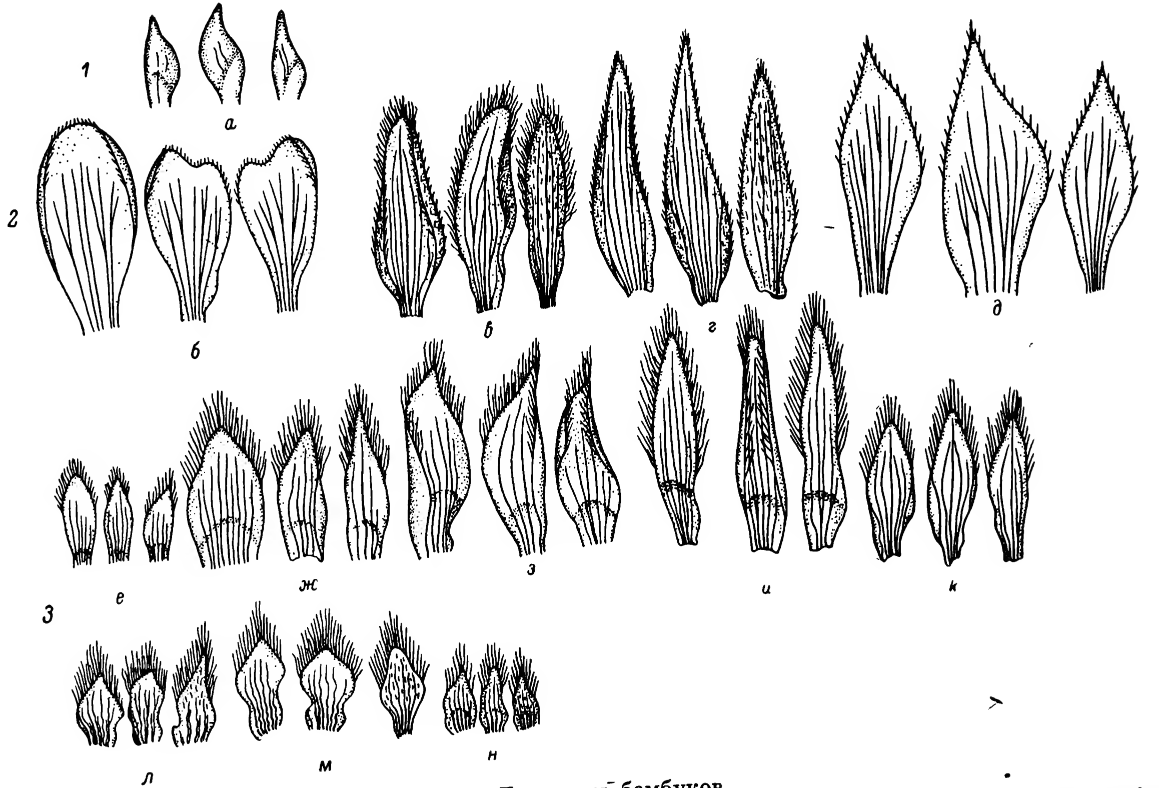


Рис. 2. Лодикулы бамбуков.

1 — триба *Bambuseae*: *а* — *Bambusa glaucescens*; 2 — триба *Schibataeeae*: *б* — *Schibataea kumasasa*, *в* — *Semiarundinaria fastuosa*, *г* — *Phyllostachys bambusoides*, *д* — *Ph. henonis*; 3 — триба *Arundinarieae*: *е* — *Pleioblastus hindsii*, *ж* — *P. distichus*, *з* — *P. pumilus*, *и* — *P. simonii*, *к* — *Pseudosasa japonica*, *л* — *Sasa palmata*, *м* — *S. senanensis*, *н* — *S. kurilensis*.

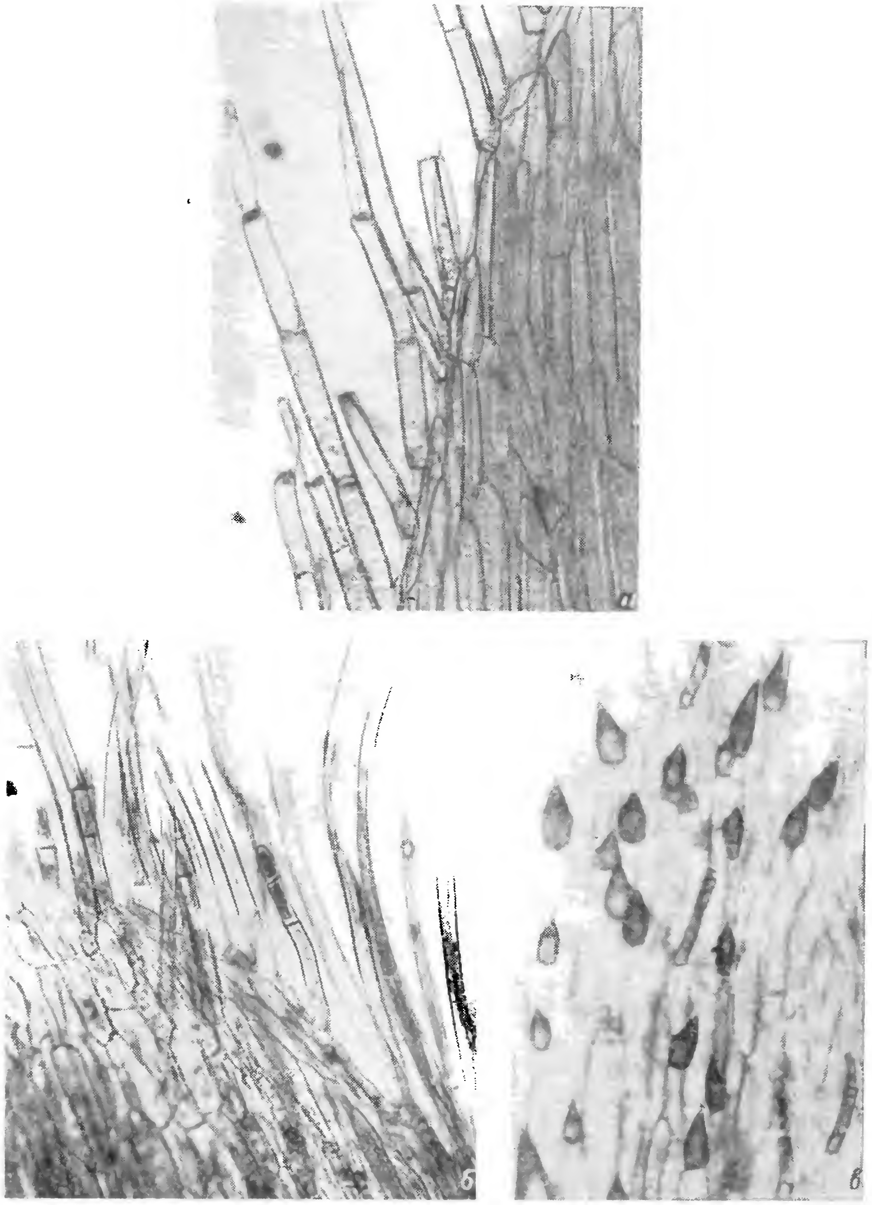


Рис. 3. Типы волосков у лодикул бамбуков.

а — волоски со спиральными утолщениями клеточных оболочек *Pleioblastus hindsii*; *б* — мягкие одноклеточные, двух- и трехклеточные волоски представителей рода *Sasa*; *в* — волоски-шипики у *Phyllostachys bambusoides*.

arundinaria fastuosa и *Pseudosasa japonica* волоски, расположенные по краю лодикул, длинные, тонкие, как правило одноклеточные. Волоски, покрывающие поверхность лодикул с двух сторон, короткие, жесткие, остроконечные, с широким основанием — это так называемые шипики (рис. 3, *в*). У видов *Phyllostachys* и *Pseudosasa* все волоски короткие, но среди жестких одноклеточных волосков встречаются и тонкие двухклеточные (рис. 3, *в*).

Важными систематическими признаками злаков являются отношение размеров лодикул к размеру завязи, характер перехода от их утолщенной части к пленчатой и жилкование.

У большинства изученных нами видов бамбуков переход от утолщенной части лодикул к пленчатой выражен слабо. У *Semiarundinaria fastu-*

osa, *Phyllostachys bambusoides*, *Pseudosasa japonica* даже во время цветения лодикулы по всей длине остаются одинаковыми. Наиболее четко выражен переход от базальной утолщенной части к апикальной пленчатой у видов родов *Bambusa*, *Pleioblastus*, *Sasa* (рис. 2, *а*, *е—и*, *л—н*). Большое различие в строении нижней и верхней частей лодикул наблюдается у *Phyllostachys spicata*. У этого вида бамбука лодикулы плотно облегают завязь и по своей форме соответствуют форме завязи. Граница перехода мясистой утолщенной части к пленчатой здесь четко выражена. Простые волоски располагаются только по краям пленчатой части лодикулы. В утолщенной части хорошо заметно параллельное жилкование.

Отношение размеров лодикул к завязи у разных видов бамбуков также варьирует. В фазе цветения у *Bambusa glaucescens*, *Schibataea kumasasa*, *Pseudosasa japonica*, *Pleioblastus simonii* и *P. distichus* они достигают верхушки завязи. У *Semiarundinaria fastuosa*, *Phyllostachys bambusoides*, *Pleioblastus pumilus*, *Sasa palmata* и *S. kurilensis* лодикулы по длине значительно превышают завязь, прикрывая также значительную часть рыльца. Таким образом, у всех рассмотренных нами видов лодикулы в фазе цветения достигают размеров завязи или превышают его, плотно охватывая завязь со всех сторон. После цветения в результате быстрого разрастания завязи это соотношение нарушается. Лодикулы сохраняются в виде тонких пленочек у основания зерновки.

У лодикул бамбуков, так же как у цветковых чешуй, очень хорошо выражено жилкование. Проводящая система особенно сильно развита в их нижней утолщенной части. Наблюдается много анастомозов. В лодикулах бамбуков мы выделяем несколько типов жилкования: 1) параллельно-дихотомическое — *Schibataea kumasasa* и виды *Phyllostachys* (рис. 2, *б*, *г*, *д*); 2) параллельно-дугонервное — *Semiarundinaria fastuosa* и *Pseudosasa japonica* (рис. 2, *в*, *к*); 3) параллельное — виды *Pleioblastus* и *Sasa* (рис. 2, *е—и*, *л—н*).

При параллельно-дихотомическом и параллельном жилковании все жилки имеют одинаковую толщину, анастомозов много. У представителей рода *Sasa* в нижней мясистой части лодикулы жилкование резко отличается от верхней пленчатой части. В основании лодикулы проводящие пучки сливаются, образуя плотные толстые тяжи (рис. 2, *л—н*). При параллельно-дугонервном жилковании хорошо выделяется центральная (главная) жилка, от которой отходят многочисленные анастомозы, идущие параллельно ей (рис. 2, *в*, *к*). У *Bambusa glaucescens* (рис. 2, *а*) жилкование выражено нечетко. Ткань лодикулы этого бамбука пронизана тонкими короткими трахеидами, расположенными беспорядочно.

Из приведенного нами морфологического описания лодикул бамбуков, относящихся к трем трибам подсем. *Bambusoideae*, могут быть сделаны следующие выводы.

1. Лодикулы *Bambusa glaucescens* (триба *Bambuseae*) по своей структуре сильно отличаются от лодикул всех других изученных видов бамбуков. По таким основным морфологическим признакам, как форма, размеры, опушение и жилкование, их нельзя отнести ни к одному из четырех типов, выделенных Деккером (Decker, 1964). Лодикулы этого вида бамбука можно рассматривать как сильно специализированные, претерпевшие редукцию (уменьшение размеров, исчезновение опушения и типичного для лодикул бамбуков жилкования). По-видимому, лодикулы *Bambusa* следует выделить в особый тип.

2. По структуре лодикул *Schibataea kumasasa* занимает промежуточное положение между трибами *Bambuseae* и *Schibataeeae*.

3. Данные настоящего исследования подтверждают сделанный ранее вывод (Петрова, Цвелев, 1974), а именно: эволюция шла от цветков с тремя чешуевидными, покрытыми трихомами лодикулами с хорошо развитой проводящей системой к цветкам со все более мелкими лодикулами, у которых протекала редукция трихом и проводящих пучков, и, наконец, произошла практически полная редукция лодикул.

ЛИТЕРАТУРА

Гудкова Г. Н. (1974). Строение лодикул видов рода *Hordeum* L. Бюлл. ВИРа, 37 : 27—32. — Добротворская А. В. (1961). К познанию морфологической сущности лодикул в цветке злаков. В кн.: Морфогенез растений, 2. М. — Добротворская А. В. (1962). Морфологические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаковых. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 2. — Петрова Л. Р. (1970). Морфология репродуктивных органов некоторых видов подсемейства *Bambusoideae*. Бот. ж., 55, 2. — Петрова Л. Р. (1971). Некоторые данные о цветении бамбуков. Бот. ж., 56, 9. — Петрова Л. Р., Н. Н. Цвелев. (1974). Об эволюции соцветия злаков *Poaceae*, природе и функциях лодикул. Бот. ж., 59, 2. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Calderon C. E., T. K. Soderstrom. (1973). Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra*. Smithsonian contributions to botany, 11. — Decker H. F. (1964). An anatomie-systematic study of the classical tribe *Festuceae* (*Gramineae*). Amer. J. Bot., 51, 4. — Hsu C. C. (1963). A study on Formosan *Panicum* (*Gramineae*) with special reference to their lodicules. Jap. Bot., 38, 3. — Hsu C. C. (1965). The classification of *Panicum* (*Gramineae*) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 3, 9. — Jirásek V. (1969). Morphologie der Schüppchen (Lodiculae) von Gräsern und ihre Terminologie. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis des Baues der Lodiculae. Acta Univ. Prag., Biol., 4 : 321—344. — Jirásek V., M. Jozifova. (1968). Morphology of lodicules, their variability and importance, and the taxonomy of the *Poaceae* family. Bull. Soc. Argent. Bot., 12 : 324—349. — Pissarek H. P. (1971). Untersuchungen über Bau und Funktion der Gramineen — Lodiculae. Beitr. Biol. Pflanzen, 47, 3. — Stebbins G. L. (1956). Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family *Gramineae*.Evolution, 10, 3—4. — Takagi T. (1964). Lodicules of some Japanes bamboos. J. Japan. Bot., 39, 1. — Takagi T. (1967). Histological studies of lodicules of some Japanese bamboos. Publ. Kacho High. School. Kyoto. — Tateoka T. (1967). Lodicules of the tribes *Ehrharteae* and *Aristideae* (*Gramineae*). Bull. Nat. Sci. Museum (Tokyo), 10 : 443—453. — Tateoka T., T. Takagi. (1967). Notes on some grasses. XIX. Systematic significance of microhairs of lodicule epidermis. Bot. Mag. Tokyo, 90 : 394—403.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 III 1976.

УДК 56.02/.07 : 58 (261.24) 668.445.81

Н. Н. Имханицкая

ОБ ИСКОПАЕМОМ РОДЕ *FORSKOHLEANTHIUM* CONW. ИЗ БАЛТИЙСКИХ ЯНТАРЕЙ

N. N. IMCHANITZKAJA. ON THE FOSSIL GENUS *FORSKOHLEANTHIUM* CONW. IN THE BALTIC AMBERS

Пересмотрен монотипный ископаемый род *Forskohleanthium* Conw., описанный Конвенцем из балтийских янтарей по фрагменту цветка и сближаемый с сем. *Urticaceae* (триба *Forsskaoleeae*). Уточнено и дополнено описание *F. nudum* Conw. При сравнении его с современными родами сем. *Urticaceae*, главным образом трибы *Forsskaoleeae*, выявлены существенные различия между ними в строении околоцветника и тычинки, которые свидетельствуют об отсутствии родства вымершего рода с сем. *Urticaceae*. *Forskohleanthium* рассматривается как проблематичный род, систематическое положение которого пока не установлено.

Монотипный вымерший род *Forskohleanthium* с видом *F. nudum* был описан Конвенцем (Conwentz, 1886 : 45, tab. 4, fig. 20—22) из балтийских янтарей (в. эоцен—н. олигоцен) по фрагменту цветка, который, однако, рассматривался им как полностью сохранившийся мелкий мужской цветок (4.5 мм длины) с голым однолисточковым околоцветником и единственной тычинкой (рис. 1, *1—3*). Согласно Конвенцу, околоцветник *F. nudum* обратнояйцевидный, полутрубчатый в основании и расширенный в верхней части, прицветниковидный, неправильно 3-лопастный с отогнутой верхушкой, голый (лишь с очень редкими, единичными во-

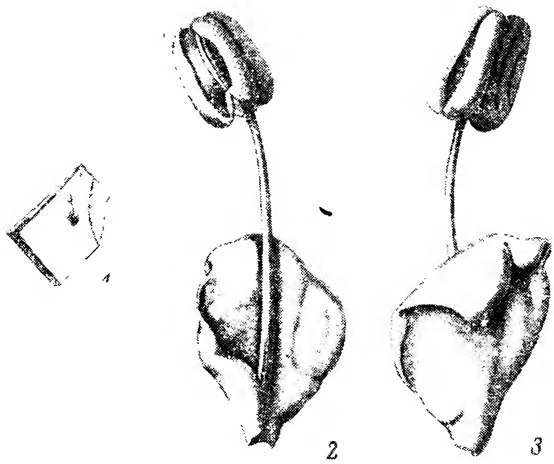


Рис. 1. Голотип *Forskohleanthium nudum* Conw., в. эоцен—н. олигоцен, балтийские янтари (Conwentz, 1886, tab. 4, fig. 20—22).

1 — нат. вел.; *2—3* — увел. 15.

лосками). Тычинка в 2 раза длиннее околоцветника, с длинной, нитевидной, постепенно утончающейся кверху тычиночной нитью и двухгнездным интрорзным мелкобородавчатым пыльником, достигающим приблизительно одной четверти длины тычинки.

Конвенц отнес род *Forskohleanthium* к сем. *Urticaceae*, сблизив его с современными родами трибы *Forsskaoleeae* (*Forskohleae*, по Конвенцу). Об этом говорит и название установленного им рода. Однако принятое автором написание не совсем точно, поскольку правильное название современного рода, от которого оно образовано, — *Forsskaolea* (*Forsskålea* L., Diss. Opobalsam. Decl.: 17, 1764).

Первоначально эта ископаемая находка в янтаре из коллекции Менге (Данциг, Провинциальный музей — Provinzial-Museum) была приведена Гёппертом (Göppert, 1853) как «цветочная чешуя с одной тычинкой» и сближена им с современной *Salix monandra* (сем. *Salicaceae*).

П. И. Дорофеев (1963) рассматривает *Forskohleanthium* как «проблематичный род, описанный по неполно сохранившемуся мужскому цветку (один чашелистик и тычинка)».

К сожалению, мы лишены возможности изучить образец с «цветком» *F. nudum*. Мы можем составить о нем представление лишь по описанию и рисункам в монографии Конвенца. Изучая рисунки *F. nudum* (рис. 1, *1—3*), мы пришли к выводу, что листочек покрова и тычинка в янтаре — всего лишь фрагмент неполно сохранившегося цветка. Как оказалось, некоторые детали строения *F. nudum* описаны Конвенцем, по-видимому, не совсем точно. Кроме того, им не были приняты во внимание такие морфологические признаки строения тычинки, как тип прикрепления пыльника к тычиночной нити, форма пыльника, способ его вскрывания, которыми, как мы увидим ниже, ископаемый род отличается от современных представителей *Urticaceae*.

Судя по рисункам, листочек покрова *F. nudum* толстый, гладкий, голый, сужен в основании, которое вряд ли является полутрубчатым, как описано Конвенцем, так как трубки, даже не сросшейся, здесь нет. Лишь с одной стороны край листочка в основании загнут и прикрывает нижнюю часть тычинки. Отсутствие трубки очевидно, если посмотреть на линию обрыва листочка в самом его основании. Неправильные зубцы на верхушке листочка (по Конвенцу, лопасти) могли образоваться в результате ее повреждения. Тычинка, супротивная листочку покрова цветка, была прикреплена к его нижней части и, возможно, срослась

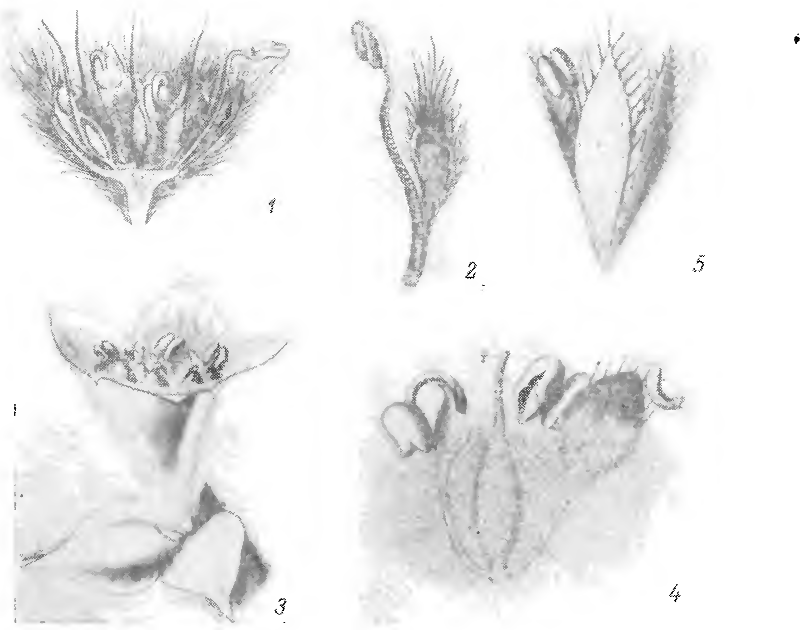


Рис. 2. Соцветия и мужские цветки видов рода *Forsskaolea* L. (*1*, *2* — по Baillon, 1872, fig. 548, 549; *3—5* — по Weddell, 1856—1857, Pl. XIXB, fig. 2, 6, 7).

1, *2* — *F. tenacissima* L. (*1* — соцветие, продольный разрез, увел. 5; *2* — мужской цветок, увел. 6); *3*, *4* — *F. viridis* Ehrenb. ex Desf. (*3* — соцветие с оберткой, увел. 5; *4* — соцветие, продольный разрез, обертка удалена, увел. 10); *5* — *F. procridifolia* Webb, соцветие с оберткой, увел. 5); видна тычинка мужского цветка.

с ней. Тычиночная нить изогнутая и направлена от центра цветка наружи. Судя по рисункам, она прикреплялась к пыльнику, по-видимому, в нижней или средней его части, переходя в связник, который, очевидно, являлся прямым продолжением нити тычинки. Пыльник в очертании округленно-четырехугольный со сближенными теками, расходящимися лишь в нижней части и открывающимися продольными щелями по бокам. Пыльник *Forskohleanthium*, очевидно, латеральный, а не интрорзный, как считал Конвенц.

Недостаточная сохранность *F. nudum* не позволяет нам представить реконструкцию цветка в целом, установить, был ли он тычиночным или обоеполым, с простым или двойным околоцветником, какое число частей он имел, и т. д. Поэтому вряд ли мы можем произвести детальное сравнение *Forskohleanthium* с современными растениями, чтобы с полной уверенностью установить его систематическое положение и выявить родство. Очевидно, можно наметить лишь группу семейств, имеющих общие признаки с родом *Forskohleanthium*. Между тем Конвенц не сомневался в принадлежности ископаемого растения к сем. *Urticaceae* и уверенно отнес его к трибе *Forsskaoleeae*. Единственное различие, на которое он указал, — отсутствие у *F. nudum* густого опушения околоцветника, характерного для современных видов этой трибы.

Большое сходство *Forskohleanthium* с родом *Forsskaolea* было отмечено Шенком (Schenk, 1890 : 484, fig. 288, *5—6*, «*Forskohleanthemum nudum* Conw.»).

Действительно, при изучении признаков цветка сем. *Urticaceae* выявляется большое сходство *Forskohleanthium* с этим семейством. Оно очевидно даже в том случае, если мы рассматриваем ископаемый остаток как фрагмент цветка. По данным Ведделя (Weddell, 1856—1857), Хатчинсона (Hutchinson, 1959, 1967) и А. Л. Тахтаджяна (1966), для сем. *Urticaceae* характерны очень мелкие, анемофильные, почти всегда однополые, безлепестные цветки. Мужские цветки обычно с 4—5 чашелисти-

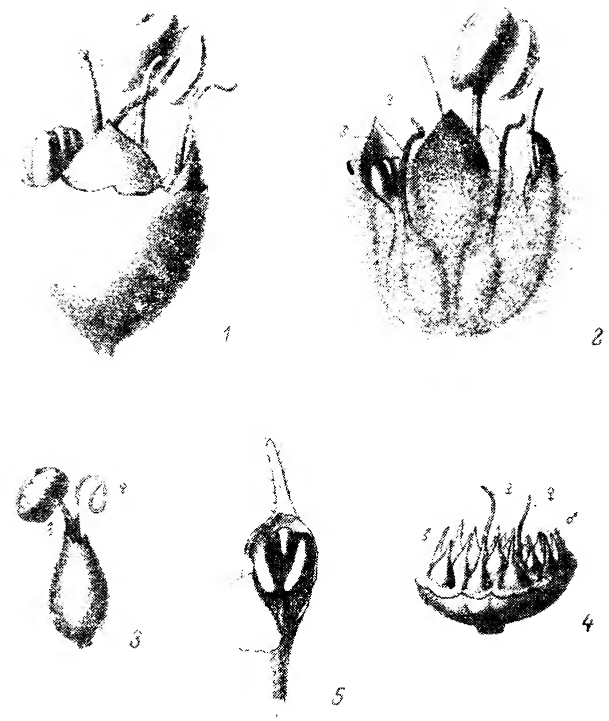


Рис. 3. Соцветия и мужские цветки видов рода *Droguetia* Gaudich. (по Weddell, 1856—1857, Pl. XIXA, fig. 2, 4, 12, 13, 19).

1—3 — *D. leptostachys* (Juss.) Wedd. (=*D. ovata* Gaudich.) (*1* — соцветие с оберткой, увел. 10; *2* — соцветие, продольной разрез, обертка удалена, увел. 10; *3* — соцветие из мужского и женского цветка с оберткой, увел. 10); *4*, *5* — *D. diffusa* Wedd. (*4* — соцветие с оберткой, мужские цветки в бутонах, увел. 5; *5* — бутон мужского цветка, увел. 10).

ками и с равным числом супротивных им тычинок, прикрепленных в основании к чашелистикам, с двухгнездными интрорзными пыльниками, открывающимися продольными щелями. В почке нити тычинок загнуты внутрь.

Рассмотрим трибу *Forsskaoleeae*, с которой Конвенц сближает ископаемый род. Мужские цветки представителей этой трибы имеют монофильный околоцветник, всего одну тычинку и лишены рудимента пестика. Роды *Forsskaolea* L., *Droguetia* Gaudich. и *Australina* Gaudich., составляющие трибу *Forsskaoleeae* (Hutchinson, 1967), — однолетние или многолетние травы или полукустарники, произрастающие в тропических и субтропических областях Старого Света — на Канарских островах, в ю.-в. Испании, по всей Африке, на Мадагаскаре, Коморских и Маскаренских островах, в странах ю.-з. Азии, в Индии, Австралии и Новой Зеландии (Weddell, 1856—1857, 1869; Baillon, 1872; Engler, 1894; Ball, 1964; Leandri, 1965; Hutchinson, 1967; Chrtek, 1974). У *Forsskaolea* и *Droguetia* цветки в соцветиях с оберткой, листочки которой густо шерстистоопушенные. У *Forsskaolea* она состоит из 3—6 свободных или сросшихся в основании брактей (рис. 2, *1*, *3*, *5*), у *Droguetia* — обертка спайнолистная, колокольчатая или вздутотрубчатая (рис. 3, *1*, *3*, *4*). Среди шерстистого опушения по краю соцветия расположены многочисленные мужские цветки, окружающие несколько центральных женских. Заметим, что благодаря очень густому опушению можно лишь с большим трудом выделить из соцветия отдельный цветок. Это наводит на мысль, что в ископаемом состоянии вероятность нахождения отдельного цветка, изолированного из соцветия типа *Forsskaolea* или *Droguetia*, во много раз меньше, чем вероятность нахождения целиком всего соцветия с оберткой или по крайней мере его части.

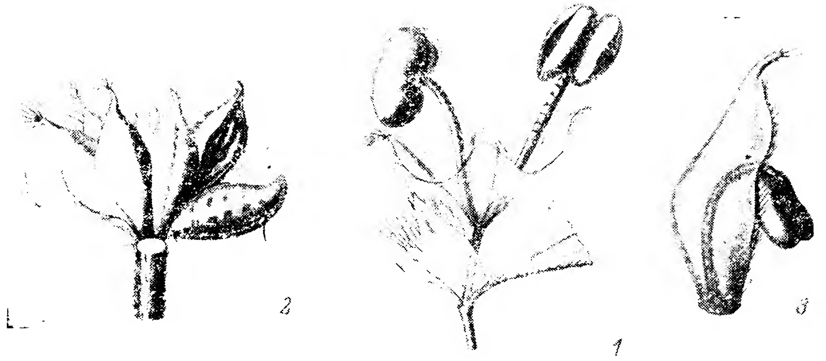


Рис. 4. Соцветия и мужские цветки видов рода *Australina* Gaudich. (по Weddell, 1856—1857, Pl. XIXB, fig. 2, 3, Pl. XIXC, fig. 2).

1 — *A. schimperiana* Wedd., мужское соцветие, увел. 15; *2*, *3* — *A. capensis* Wedd. (=*Didymodoxa debilis* E. Mey.) (*2* — мужское соцветие, увел. 10; *3* — мужской цветок, увел. 20).

Чашелистик мужского цветка *Forsskaolea* (а также *Droguetia*) сильно суженный в основании, узкотрубчатый (Weddell, 1856—1857, 1869; Baillon, 1872; Engler, 1894; Leandri, 1965; Chrtek, 1974), в верхней части расширенный, прицветниковидный или напоминающий одногубый цветок, с 3 тупыми зубцами на верхушке (рис. 2, *2*, *4*). Чашелистик *Droguetia* охватывает в почке тычинку, при этом его края, по-видимому, срастаются, а затем разрываются (рис. 3, *5*). У *Australina* обвертка отсутствует, чашечка мужских цветков косоворонковидная или почти колокольчатая с неправильно двугубым отгибом, или клобучковидная (рис. 4, *1—3*). Как показано Ривьересом (Rivières, 1956), околоцветник у родов трибы *Forsskaoleeae* брактеального происхождения.

Хотя описание околоцветника *Forskohleanthium*, приведенное Конвенцем, казалось бы, почти полностью совпадает с описанием чашелистика у *Forsskaolea* и *Droguetia*, тем не менее при внимательном просмотре цветков этих двух родов в гербарии легко установить различия между ними и *Forskohleanthium* не только в форме основания и верхушки листочка покрова, но также в консистенции и наличии опушения у современных родов.

Кроме того, при изучении гербарных экземпляров представителей *Urticaceae*, главным образом трибы *Forsskaoleeae* (*Forsskaolea tenacissima* L., *F. candida* L. f., *F. angustifolia* Retz, *F. viridis* Ehrenb. ex Desf., *F. procridifolia* Webb; *Droguetia diffusa* Wedd., *D. ambigua* Wedd., *D. leptostachys* (Juss. ex Pers.) Wedd., *D. umbricola* Engl., *D. urticoides* Wedd.; *Australina capensis* Wedd., *A. acuminata* Wedd., *A. schimperiana* Wedd., *A. pusilla* Gaudich.), хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а также при просмотре великолепных рисунков цветков других видов этого семейства, приведенных в монографии Ведделя (Weddell, 1856—1857), были выявлены существенные различия в строении тычинки *Forskohleanthium* и видов *Urticaceae*. В отличие от *Forskohleanthium* у видов сем. *Urticaceae* тычинки с достаточно толстой, уплощенной, часто поперечно-морщинистой тычиночной нитью, изгибающейся обычно к центру цветка. Пыльники отличаются характерной формой. Теки пыльника в очертании почковидные или продолговато-почковидные с выпуклой округлой брюшной стороной, расходящиеся на верхушке и в основании, соединяющиеся довольно мясистым связником, заметным в средней части на спинной стороне пыльника, где к нему прикрепляется тычиночная нить (рис. 2—4). Пыльники интрорзные, пыльцевые гнезда открываются продольной щелью, которая проходит по всему выпуклому наружному краю, хотя нередки случаи раскрывания пыльника неправильным разрывом в момент сильного растяжения нити (Weddell, 1856—1857).

Приведенные данные сравнительно-морфологического изучения *Forskohleanthium* и видов сем. *Urticaceae* свидетельствуют об отсутствии близкого родства между ними. Это дает основание рассматривать *Forskohleanthium* как проблематичный род, систематическое положение которого еще пока не установлено.

В заключение выражаю свою искреннюю признательность З. Т. Артюшенко за ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1963). *Urticaceae*. В кн.: Основы палеонтологии, 15. Голосеменные и покрытосеменные. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Baillon H. E. (1872). Urticacées. In: Histoire des plantes, 3. — Ball P. W. (1964). *Forsskalea*. In: Flora Europaea, 1. — Chrtek J. (1974). *Urticaceae*. In: K. H. Rechinger. Flora Iranica, 105. — Conwentz H. (1886). Die Flora des Bernsteins. 2. Die Angiospermen des Bernsteins. — Engler A. (1894). *Urticaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 1. — Göppert H. R. (1853). Über die Bernsteinflora. Monatsberichte Königl. Acad. Wiss. Berlin. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants, 1. Dicotyledons. — Hutchinson J. (1967). The genera of flowering plants (*Angiospermae*), 2. Dicotyledones. — Leandri J. (1965). Urticacées. In: H. Humbert. Flore de Madagascar et des Comores. — Rivières R. (1956). Fleurs et inflorescence de quelques Urticacées. Naturalia Monspel., sér. bot., 8. — Schenk A. (1890). Palaeophytologie. In: K. A. Zittel. Handbuch der Palaeontologie, 2. — Weddell H. A. (1856—1857). Monographie de la famille de Urticées. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 9. — Weddell H. A. (1869). *Urticaceae*. In: De Candolle. Prodromus, 16, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 V 1976.

УДК 581.143.6 : 581.165 : 635.965 : 282.5

Л. С. Лунёва

РАЗМНОЖЕНИЕ ИРИСОВ *(IRIDACEAE)* МЕТОДОМ КУЛЬТУРЫ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ IN VITRO

L. S. LUNJOVA. PROPAGATION OF IRISES *(IRIDACEAE)* THROUGH APICAL MERISTEM CULTURE IN VITRO

Получен каллус при культивировании апикальных меристем боковых почек *Iris klattii* Kem.-Nat. и *I. hybrida* hort. Harbor Blue. Условия культуры: твердая питательная среда Мурасиге и Скуга с содержанием 0.3 мг/л кинетина и 1.0 мг/л ИУК в темноте при температуре 22±2°. Органогенез наблюдался при выращивании каллусных тканей ириса Клятта и ириса гибридного на среде Мурасиге и Скуга с измененным соотношением кинетина (0.3 мг/л) и ауксина (0.6 мг/л ИУК) при температуре 22±2° и 16-часовом световом периоде.

Одной из причин слабого использования сортов ириса новейшей селекции в цветоводстве и при озеленении в нашей стране является низкий коэффициент их вегетативного размножения. Существующие способы вегетативного размножения ириса не дают возможности быстро и в нужном количестве размножить ценный сорт или вид. Нашей целью были разработка способа ускоренного размножения видов и сортов ириса и получение свободных от вирусных заболеваний растений. В процессе изучения регенерационных возможностей этого растения мы применили метод культуры тканей.

Метод тканевой культуры в целях ускоренного размножения и оздоровления ценного посадочного материала получил широкое распространие, но размножали этим методом в основном двудольные растения. До недавнего времени существовало мнение, что однодольные — трудный объект для культуры in vitro. Готре (Gautheret, 1959) среди 142 видов, описанных им в качестве пригодных для тканевой культуры, упоминает только 13 видов однодольных. Однако в последнее время методом тканевой культуры были успешно выращены пшеница (Прохоров и др., 1974), овес (Carter et al., 1967), рис (Yatazawa et al., 1967; Nishi et al., 1968), сахарный тростник (Heinz, Mee, 1969), сорго (Masteller, Holden, 1970), а также некоторые луковичные и клубнелуковичные растения: лилии (Sheridan, 1968), аспарагус (Wilmar, Hellendoorn, 1968; Hasegawa et al., 1973), лук (Fridborg, 1971), гаворция (Kaul, Sabharwal, 1972), гладиолус (Ziv et al., 1970; Simonsen, Hildebrandt, 1971) и фрезия (Davies, 1971, 1972 — цит. по Hussey, 1975). Метод тканевой культуры используют при промышленном выращивании орхидей (Murashige, 1974).

Насколько нам известно из литературных источников, методом культуры тканей размножали только так называемые луковичные ирисы, т. е. виды рода *Xiphium* [1] (Baruch, Quak, 1966; Fujino et al., 1972 — цит. по Murashige, 1974), а корневищные ирисы in vitro не выращивали.

В ходе наших опытов был подобран объект культуры in vitro, изучались условия культуры (состав среды, температура, освещение), благоприятствующие как образованию каллусной ткани, так и органогенезу.

Работа проводилась в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в группе культуры тканей лаборатории эмбриологии растений и в Ботаническом саду в 1975—1976 гг.

Материал и методика

В экспериментах использовались следующие виды и сорта ириса: *Iris klattii* Kem.-Nat., *I. sibirica* L., *I. japonica* Thunb., *I. hoogiana* Dykes, *I. hybrida* hort. Harbor Blue.

Почки, срезанные с годичного побега, стерилизовали в 0.1% растворе хлорамина в течение 20 мин. и промывали дистиллированной водой 3 раза. Затем из почек выделяли апикальные меристемы под стереоскопическим микроскопом МБС-1.

Основной была среда Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962) с различными концентрациями кинетина и ИУК, pH ее составлял 5.7—5.8. Среду разливали по 25 мл в 70-миллилитровые колбы, закрывали ватно-марлевыми пробками и автоклавировали в течение получаса при давлении 0.7—0.8 атм.

Колбы с апикальными меристемами содержали в термостатах в условиях постоянной суточной температуры 22±2° при разных световых режимах: 1) в полной темноте, 2) при 16-часовом световом периоде, 3) в условиях непрерывного освещения.

Пассаж каллусной ткани ириса Клятта проводили после 4—6 недель культуры, а ириса гибридного сорта Harbor Blue — после 6—8.

При изучении факторов, влияющих на ход органогенеза, каллусную ткань в 1-м варианте выращивали в условиях постоянной суточной температуры 22±2° при разных световых режимах (16-часовом световом периоде и непрерывном освещении), во 2-м варианте — в условиях суточных колебаний температуры (от 22° днем до 12° ночью), при 16-часовом световом периоде и при непрерывном освещении.

С целью получения точных и полных данных по прохождению органогенеза (от начала меристематизации каллуса до формирования корней и почек) после посадки кусочков каллусной ткани на органообразующую среду готовили временные препараты, с которых делали рисунки и фотографии. Фиксацию материала проводили по Карнуа в течение первых 10 дней ежедневно, затем в течение месяца — каждые 7 дней.

---

[1] Система рода *Iris* L. и выделенных из него родов дана по Г. И. Родионенко (1961).

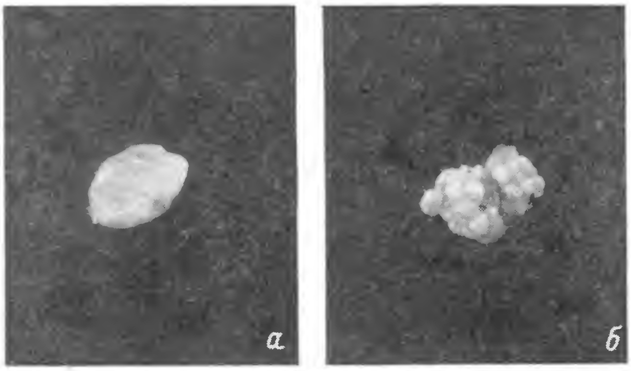


Рис. 1. Каллус через 4 недели после посадки апикальной меристемы боковой почки на питательную среду Мурасиге и Скуга (нат. вел.).

а — *Iris hybrida* hort. Harbor Blue, *б* — *I. klattii*.

Результаты исследований и обсуждение

Каллусы ириса Клятта и ириса гибридного сорта Harbor Blue получены при культивировании апикальных меристем боковых почек на твердой питательной среде Мурасиге и Скуга с добавлением 0.3 мг/л кинетина и 1.0 мг/л ИУК в темноте при температуре 22±2°.

Каллусная ткань ириса гибридного сорта Harbor Blue твердая, желтовато-зеленоватая, с гладкой поверхностью (рис. 1, *а*).

Выращивание апикальных меристем сорта Harbor Blue при постоянной суточной температуре 22±2° и разных световых режимах показало, что наиболее активно каллус образовывался и рос в полной темноте (средний сырой вес одного каллуса через 8 недель культуры составлял 573.2 мг). При 16-часовом световом периоде каллус образовывался и рос медленно (средний сырой вес его через 8 недель был равен 49.6 мг), а при круглосуточном освещении каллусообразования мы не наблюдали.

Для индуцирования органогенеза кусочки каллусной ткани размером 8 × 8 мм (в среднем) помещали на среду Мурасиге и Скуга без гормонов и на среду с добавлением 0.3 мг/л кинетина и 0.6 мг/л ИУК. На среде без гормонов ткань не росла, темнела и погибала, не переходя к органообразованию.

Добавление к основной питательной среде 0.3 мг/л кинетина и 0.6 мг/л ИУК вызывало меристематизацию каллусной ткани, а затем — дифференциацию почек и корней в различных ее участках. Для очагов меристематических клеток характерно появление сосудистых элементов (рис. 2). У гибридного сорта Harbor Blue корнеобразование предшествовало образованию почек (рис. 3). 79.6% из всех посаженных на органообразующую среду кусочков каллусной ткани при постоянной суточной температуре 22±2° и 16-часовом световом периоде через 5—10 дней образовали корни (от одного до четырех), а затем почки, и только у 13% возникновение почек предшествовало образованию корней. В том случае, когда почки формировались первыми, вызвать корнеобразование в каллусной ткани нам не удалось. После того как сформировались корни, некоторые участки каллусной ткани приобретали зеленую окраску, а затем через 8—10 дней на этих участках формировались почки. На рис. 4 показано миниатюрное растение ириса сорта Harbor Blue, имеющее корни и тронувшуюся в рост почку. К 10—12-недельному возрасту растения имели хорошо сформированную корневую систему и 1—2 листа (рис. 5). В таком возрасте растения можно высаживать в горшки в смесь сфагнума с 10% промытого крупного песка.

Каллус ириса Клятта резко отличается по своей структуре от каллуса ириса гибридного, он желтовато-зеленоватый, рыхлый, состоит из от-

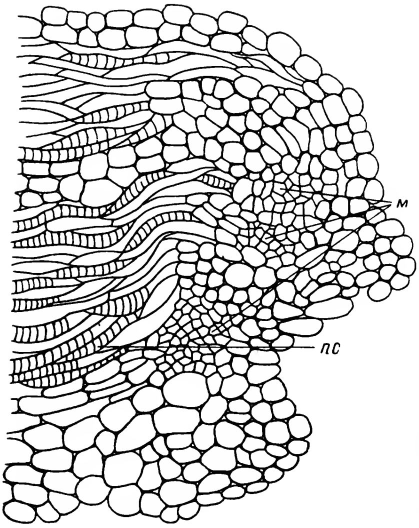


Рис. 2. Образование очагов меристемы (*м*) и проводящих сосудов (*пс*) в каллусной ткани *Iris hybrida* hort. Harbor Blue через 5 дней культуры на органообразующей среде Мурасиге и Скуга (×30).

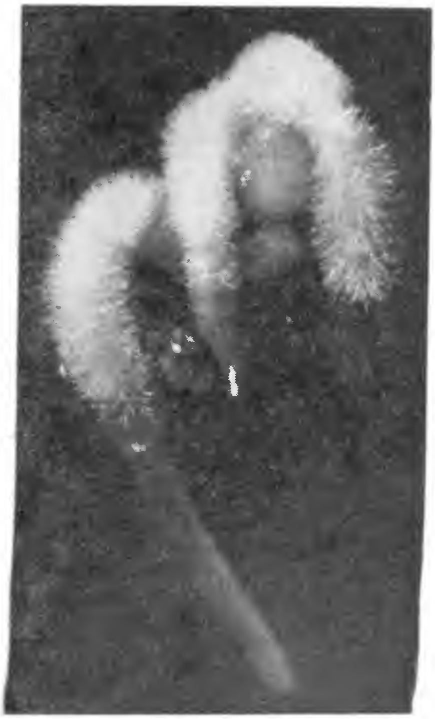


Рис. 3. Корни, сформировавшиеся из каллусной ткани *Iris hybrida* hort. Harbor Blue через 4 недели после пассирования (×5).

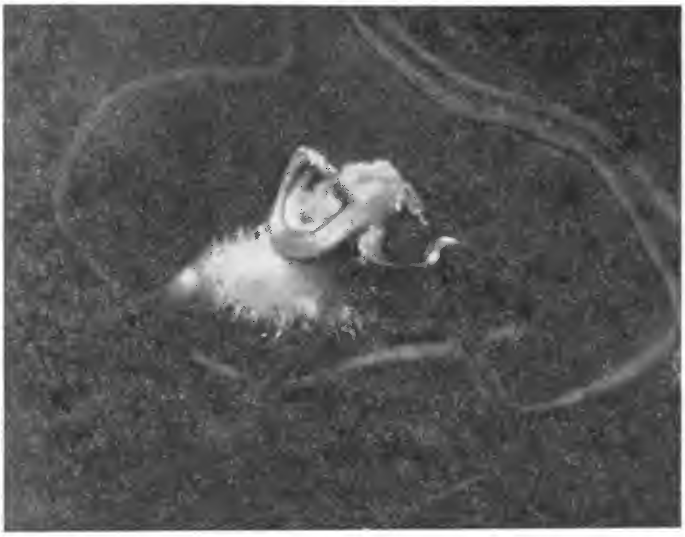


Рис. 4. Регенерат *Iris hybrida* hort. Harbor Blue через 6 недель после пассирования (×5).

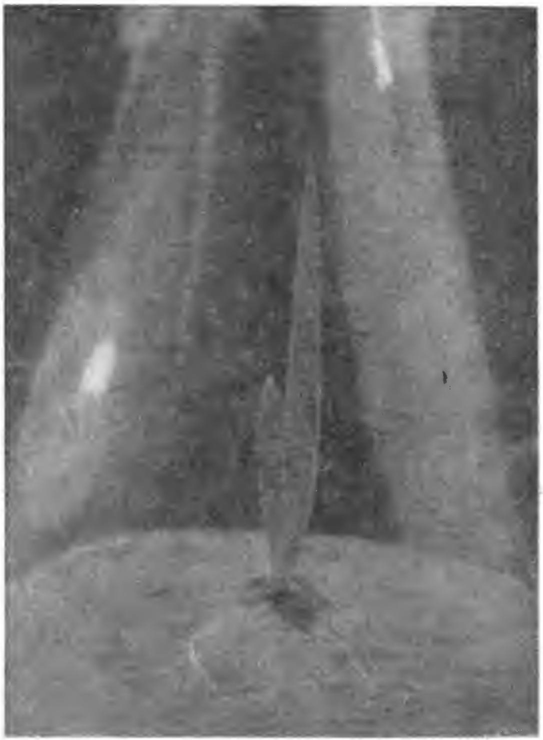


Рис. 5. Регенерат *Iris hybrida* hort. Harbor Blue через 12 недель после пассирования, перед посадкой в сфагнум (×2).

дельных комочков (рис. 1, *б*); после 3.5—4 недель культуры каллус этого вида проявляет способность к образованию корней.

При температуре 22±2° и круглосуточном освещении из апикальных меристем боковых почек ириса Клятта образование каллуса не происходило. Он появлялся и рос при той же температуре и 16-часовом световом периоде, но через 1.5—2 недели рост его прекращался и формировались почки. Перенос такого каллуса на органообразующую среду Мурасиге и Скуга, содержащую ИУК в концентрациях от 1 до 10 мг/л, результатов не дал — образование корней не происходило.

Органогенез в каллусной ткани ириса Клятта наблюдался на среде Мурасиге и Скуга с тем же соотношением кинетина и ауксина и при тех же световом и температурном режимах, что и у ириса гибридного. Как и у последнего, у ириса Клятта корнеобразование предшествовало формированию почек (рис. 6). Почки возникали через 3—5 дней после корней.

При выращивании каллусных тканей ирисов Клятта и гибридного сорта Harbor Blue на органообразующей среде при 16-часовом световом периоде в условиях суточных колебаний температуры корнеобразование

Влияние температурного режима на органогенез ирисов в культуре тканей (февраль 1976 г.)

Вид, сорт	Органы	Суточный температурный режим			
		постоянный		днем 22±2°, ночью 12±2°	
		число органов в культуре	число дней формирования органов	число органов в культуре	число дней формирования органов
I. hybrida hort. Harbor Blue	Корни	3.4±0.7	10	5.7±1.4	7
	Почки	1.2±0.5	19	1.1±0.1	25
I. klattii	Корни	7.2±1.4	6	19.7±2.3	5
	Почки	3.6±0.9	9	1.8±0.6	18

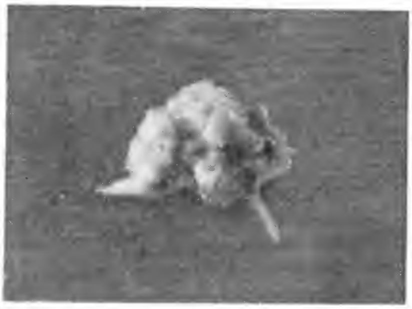


Рис. 6. Формирование корней из каллусной ткани *Iris klattii* через 2 недели после пассирования (×2).

шло интенсивнее, число корней увеличивалось в 1.5—2 раза, а формирование почек, наоборот, замедлялось по сравнению с культурой при постоянной суточной температуре (см. таблицу).

При круглосуточном освещении мы наблюдали образование в каллусных тканях незначительного числа корней и их слабый рост; каллус приобретал бурую окраску, и содержание при таком световом режиме свыше 8 недель приводило к его отмиранию.

Результаты проведенных опытов позволяют сделать следующие выводы.

1. Для получения каллусной ткани *Iris hybrida* hort. Harbor Blue и *I. klattii* апикальные меристемы боковых почек необходимо выращивать на среде Мурасиге и Скуга, содержащей 0.3 мг/л кинетина и 1.0 мг/л ИУК в полной темноте и при постоянной суточной температуре 22±2°.

2. Выращивание кусочков каллусной ткани этих же ирисов на среде Мурасиге и Скуга, содержащей 0.3 мг/л кинетина и 0.6 мг/л ИУК, при 16-часовом световом периоде и постоянной суточной температуре 22±2° способствует нормальному прохождению органогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Прохоров М. Н., Л. К. Чернова, Б. В. Филин-Колдаков. (1974). Выращивание ткани пшеницы на культуре и восстановление целостного растения. ДАН СССР, 214, 2. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис — *Iris* L. — Baruch Rh., F. Quak. (1966). Virus-free plants of iris 'Wedgwood' obtained by meristem culture. Netherlands J. Plant Pathology, 72 : 270—273. — Carter O., Y. Yamada, E. Takahashi. (1967). Tissue culture of oats. Nature (London) 214 : 1029—1030. — Fridborg G. (1971). Growth and organogenesis in tissue cultures of *Allium cepa* var. *proliferum*. Physiol. Plantarum, 25 : 436—440. — Gautheret R. J. (1959). La culture des tissus végétaux. Techniques et realisations. — Hasegawa P. M., T. Murashige, F. H. Takatorii. (1973). Propagation of asparagus through shoot apex culture. II. Light and temperature requirements transportability of plants and cyto-hystological characteristics. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 98 : 143—148. — Heinz D. J., G. M. Mee. (1969). Plant differentiation from callus tissue of saccharum species. Crop Sci., 9 : 346—348. — Hussey G. (1975). Totipotency in tissue explants and callus of some members of *Liliaceae*, *Iridaceae* and *Amaryllidaceae*. J. Exper. Bot., 26, 91. — Kaul K., P. S. Sabharwal. (1972). Morphogenetic studies of tissue culture and control of differentiation. Amer. J. Bot., 59, 4. — Masteller V. J., D. J. Holden. (1970). The growth and organ formation from callus tissue of *Sorghum*. Plant Physiol., Baltimore, 45, 3. — Murashige T. (1974). Plant propagation through tissue cultures. Annual Rev. Plant Physiol., 25. — Murashige T., F. Skoog. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. Physiol. Plantarum, 15, 3. — Nishi T., Y. Yamada, E. Takahashi. (1968). Organ differentiation and plant restoration in rice callus. Nature (London), 219 : 508—509. — Sheridan W. F. (1968). Tissue culture of the Monocot. *Lilium*. Planta, 82, 2. — Simonsen J., A. C. Hildebrandt. (1971). In vitro growth and differentiation of *Gladiolus* plants from callus cultures. Canad. J. Bot., 49 : 1817—1819. — Wilmar C., M. Hellendoorn. (1968). Growth and morphogenesis of asparagus cells cultured in vitro. Nature (London), 217 : 369—370. — Yatazawa M., K. Furuhashi, M. Shimizu. (1967). Growth of callus tissue from rice-root in vitro. Plant Cells Physiol., Tokyo, 8, 3. — Ziv M., A. H. Halevy, R. Shilo. (1970). Organs and plantlets regeneration of *Gladiolus* through tissue culture. Ann. Bot., 34, 136.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 IX 1976.

УДК 581.162 : 581.33 : 582.998

С. Н. Мовсесян, И. П. Каспарова

СЕМИГАМИЯ У *RUDBECKIA LACINIATA* L. ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ОПЫЛЕНИЯ

S. N. MOVSESIAN, I. P. KASPAROVA. SEMIGAMIA IN *RUDBECKIA LACINIATA* L. AFTER DIFFERENT TYPES OF POLLINATION

Для выяснения причин семигамии были созданы различные условия опыления для *Rudbeckia laciniata* (свободное опыление — контроль; изоляция соцветий — самоопыление; внутривидовое опыление; межвидовое опыление — ♀ *R. laciniata* ×♂ *R. amplexicaulis* Vahl; кастрация с последующей изоляцией). При свободном опылении, самоопылении (при изоляции соцветий) и внутривидовом опылении обнаружено развитие предзародыша в результате сингамии и семигамии. При межвидовом скрещивании слияние гамет происходит редко, эмбриональные процессы протекают с отклонениями, семигамия отсутствует. Следовательно, активация яйцеклеток к делению без слияния с мужской гаметой может происходить только при близкородственном опылении.

Батталья (Battaglia, 1946а) обнаружил развитие зародыша из диплоидной яйцеклетки без слияния спермия с ее ядром. Спермий, попадая в диплоидную яйцеклетку, остается в ее цитоплазме на небольшом расстоянии от ядра. После внедрения спермия в цитоплазму яйцеклетки в ней активируются процессы, предшествующие клеточному делению, и яйцеклетка делится поперечной перегородкой на две клетки. Это явление Батталья (1955 : 15) назвал семигамией.

Задолго до открытия семигамии некоторые виды *Rudbeckia* впервые были изучены С. Г. Навашиным (1900). Позже Магешвари и Сринивасан (Maheshwari, Srinivasan, 1944) изучили строение зародышевого мешка у *R. bicolor*. Полученные данные о структуре зародышевого мешка, макроспорогенезе и процессе оплодотворения явились предпосылкой для более углубленного исследования видов *Rudbeckia*, которое осуществил Батталья. Он изучил строение зародышевого мешка, развитие микро- и макроспор, мужского и женского гаметофитов, уделив особое внимание поведению мужских гамет внутри зародышевого мешка (Battaglia, 1946а, б, 1947, 1955) у *Rudbeckia speciosa*, *R. laciniata*, *R. sullivantii*. В результате этих исследований было обнаружено одно из оригинальных проявлений апомиктичного способа размножения у растений — семигамия. В дальнейшем существование семигамии было подтверждено исследованиями на *R. speciosa* (Мовсесян, Каспарова, 1973), *R. maxima* (Мовсесян, 1964, 1968; Мовсесян и др., 1972, 1975), *R. laciniata* (Солнцева, 1968, 1973, 1975). В целях выяснения причин отсутствия слияния спермия с ядром яйцеклетки нами были проведены опыты с *R. speciosa* в различных условиях опыления. Об этом впервые было доложено на Всесоюзном симпозиуме по апомиксису растений в 1971 г.

Методика

В коллекционном питомнике Ботанического института АН Армянской ССР на *Rudbeckia laciniata* были проведены опыты со следующими вариантами: 1) свободное опыление (контроль), 2) самоопыление (изоляция соцветий), 3) внутривидовое опыление, 4) межвидовое опыление, 5) отсутствие опыления (кастрация соцветий с последующей изоляцией).

Для межвидового скрещивания в качестве опылителя был использован вид *R. amplexicaulis*, который по своим макро- и микроморфологическим особенностям резко отличается от материнской формы.

Для оплодотворения со свободным опылением и самоопылением (изоляция соцветий) отбирались соцветия, в которых трубчатые цветки находились на той же фазе развития, как цветки, кастрируемые в других вариантах опыта. Завязи средней и верхней зон соцветий вышеуказанных вариантов не удалялись, но при проведении темпоральной фиксации использовались только завязи нижней зоны. Для внутривидового и межвидового опыления пыльца собиралась путем встряхивания корзинок. В варианте со свободным опылением его началом считался период, когда рыльца раскрывались и принимали горизонтальное положение. Тот же критерий применялся и для пятого варианта — с изоляцией соцветий после удаления пыльников. Фиксация семяпочек в вариантах «свободное опыление», «самоопыление» (изоляция соцветий) и «кастрация с последующей изоляцией» проводилась через 3 часа и после 1, 3, 5 суток. Фиксация семяпочек в вариантах «внутривидовое опыление» и «межвидовое опыление» для сравнительного анализа осуществлялась с меньшими интервалами — через 10, 20, 30, 40 и 60 мин., 3 часа, 1, 3, 6 суток. Фиксация и последующая обработка материала осуществлялись по общепринятой методике (Навашин М., 1936; Наумов, Козлов, 1954). Окраска препаратов проводилась различными красителями, но чаще всего использовался гематоксилин по Гейденгайну.

Результаты и обсуждение

У рудбекии в одном и том же соцветии, даже в завязях одной и той же зоны корзинки, развитие зародыша происходит различно: либо в результате слияния спермия с яйцеклеткой, либо яйцеклетка приступает к делению благодаря стимулирующему действию спермия.

Ранее нами были проведены эксперименты для установления сроков и скорости различных этапов оплодотворения (Мовсесян, 1964). Оказалось, что через 10—20 мин. после нанесения пыльцы на рыльце наблюдается излияние содержимого пыльцевой трубки, а через 30—40 мин. пара спермиев уже находится в микропилярной области зародышевого мешка. У большинства семяпочек рудбекии в нормальных условиях объединение спермиев с ядрами яйцеклетки и центральной клетки происходит через 1 час—1 ч. 15 м. Через 3 часа после опыления наблюдаются деление зиготы или образование 2-клеточного предзародыша. При свободном опылении в зародышевых мешках семяпочек, фиксированных через 3 часа после опыления (I вариант), обнаружены случаи излияния содержимого пыльцевых трубок. Изучение семяпочек, фиксированных через сутки после опыления, показало наличие спермиев в женской клетке. В одних семяпочках в зародышевом мешке наблюдалось двойное оплодотворение, в других — ядро спермия самостоятельно вступало в митоз, индуцируя яйцеклетку к делению. После первого деления два производных ядра спермия располагаются в базальной области яйцеклетки; ее ядро иногда начинает делиться одновременно с мужским. Через 3 суток после опыления обнаружены 2—8-клеточные предзародыши с одним мужским ядром или двумя его производными (рис. 1, *а*). В таких зародышевых мешках ядро центральной клетки находится еще в интерфазе, но иногда вступает в митоз. Через 6 суток после опыления (рис. 2) обнаружены небольшие предзародыши: у одних в базальной области отмечено присутствие производных мужских ядер, у других нет. Ядро центральной клетки или остается в интеркинетическом состоянии, или развивается мощный клеточный эндосперм, который заполняет всю полость зародышевого мешка. Было проведено сопоставление зародышевых мешков с шаровидными предзародышами, имеющими приблизительно одинаковые размеры. В одних зародышевых мешках, где ядро центральной клетки находится в интеркинезе, антиподы сохраняют свою целостность; в других, где присутствует эндосперм, они полностью разрушаются. Без слияния спермия с ядром центральной клетки деления первичной эндоспермальной клетки у рудбекии не происходит, и она постепенно дегенерирует.

Многоклеточные шаровидные предзародыши, формирующиеся через 6 дней после опыления, имеют различную величину. Это и понятно, поскольку при их свободном опылении прорастание пыльцы и излияние содержимого пыльцевых трубок в зародышевый мешок происходят разновременно; поэтому все последующие процессы также могут происходить

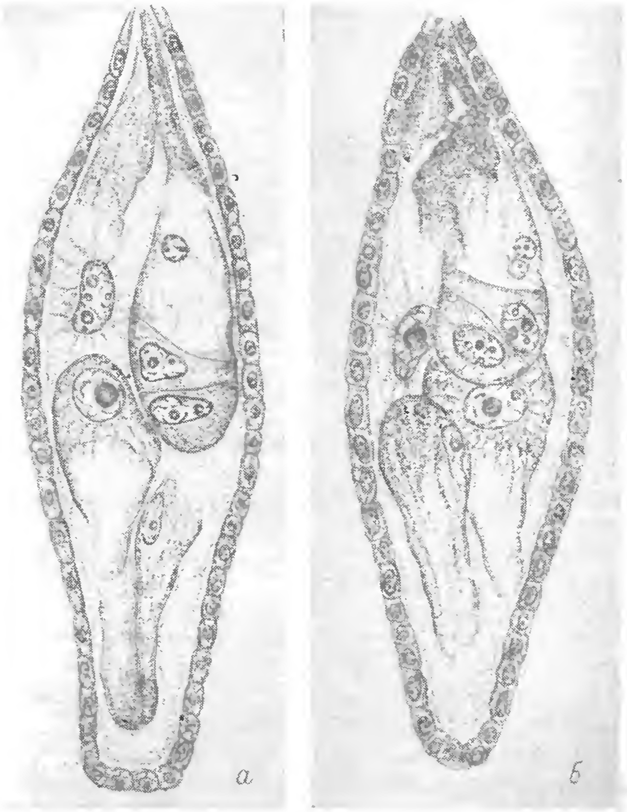


Рис. 1. Двухклеточный предзародыш *Rudbeckia laciniata*.

а — одно мужское ядро, оно свободно лежит в цитоплазме базальной клетки (через 3 суток после свободного опыления); *б* — в базальной клетке два свободно лежащих мужских ядра, ядро центральной клетки в профазе (через сутки после самоопыления).

с различной скоростью и в различное время. В некоторых случаях при свободном опылении не образуется эндосперм, а производные мужских ядер в зародыше постепенно изменяют свои размеры и структуру. В других семяпочках при больших размерах предзародышей подобные явления не наблюдались. Даже при наличии сравнительно крупного предзародыша и хорошо развитого клеточного эндосперма производные мужского ядра еще сохраняли свою первоначальную структуру и величину (рис. 2, *а*).

Таким образом, при свободном опылении у некоторого числа семяпочек в зародышевых мешках наблюдается нормальное развитие предзародыша в результате семигамии. Анализ большого количества семяпочек показал, что число семигамно образующихся предзародышей преобладает над их сингамным возникновением.

Перейдем к описанию II варианта нашего опыта. Изоляция соцветий на протяжении всего периода цветения и плодоношения создала условия самоопыления и самооплодотворения. Поскольку цветки верхней зоны соцветия мы не удаляли, в опылении рылец могла участвовать как пыльца данного цветка, так и цветков верхней зоны. В обоих случаях самооплодотворение приводит к снижению количества образующихся семянок у перекрестноопыляющихся растений.

Эксперименты, проведенные Дарвином (1878) на *Lactuca sativa*, показали, что при самоопылении понижается фертильность. Опыты на перекрестноопыляющихся растениях *Scorzonera tau-saghyz* и *Taraxacum kok-saghyz* (Поддубная-Арнольди, 1964) показали, что при принудительном самоопылении прорастания собственной пыльцы на рыльцах обычно не происходит, что и обусловливает их самостерильность.

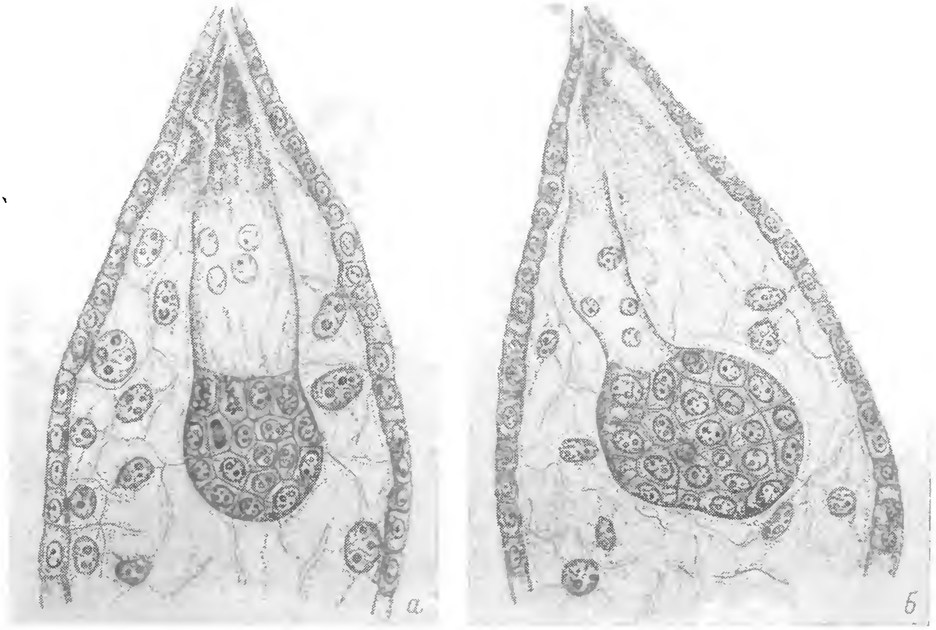


Рис. 2. Многоклеточный зародыш *Rudbeckia laciniata*.

а — в базальной области четыре свободно лежащих производных мужского ядра; клеточный эндосперм (через сутки после свободного опыления); *б* — четыре свободно лежащих производных мужского ядра, верхнее — в профазе; клеточный эндосперм (на третьи сутки после внутривидового опыления).

Изученные нами виды рудбекии не являются строгими перекрестноопыляющимися растениями, и при самоопылении в части семяпочек происходит оплодотворение. Образование семянок еще раз доказывает, что у *R. laciniata* в условиях Армении возможно частичное самооплодотворение.

Анализ семяпочек при изоляции соцветий показал, что при самоопылении, как и при свободном опылении, спермий или сливается с женским ядром и происходит нормальное развитие предзародыша и эндосперма, или же наблюдается одинарное оплодотворение, так как один спермий не сливается с яйцеклеткой, а другой объединяется с ядром центральной клетки зародышевого мешка.

При нормальном двойном оплодотворении спермии конъюгируют с женскими ядрами через 3 часа после опыления, а при семигамии спермий сохраняет индивидуальность в цитоплазме яйцеклетки довольно долго (иногда в течение суток после проникновения в зародышевый мешок). Соответственно этому запаздывают деление яйцеклетки и образование двуклеточного предзародыша, а деление первичного ядра эндосперма даже при наличии двуклеточного или многоклеточного предзародыша не наступает.

У видов рудбекии при сингамии первичное ядро эндосперма начинает делиться раньше или одновременно с зиготой, но этого не происходит при семигамии. Проведенное нами исследование предзародышей рудбекии, развивающихся в результате апомиксиса, показало отклонение от общего правила. Деление ядра эндосперма и его дальнейшее развитие не подчиняются определенному ритму и не коррелируют с развитием предзародыша. Так, например, наличие в базальной области предзародыша двух произодных мужских ядер (рис. 1, *б*), расположенных друг над другом, свидетельствует о семигамном возникновении предзародыша, но оно не сопровождается делением первичного ядра эндосперма.

Все описанное выше охватывает суточный интервал времени после изоляции соцветий. Изучение семяпочек, фиксированных в более поздние сроки (3 и 6 дней), свидетельствует о том, что развитие зародыша и эндосперма при самоопылении протекает замедленнее, чем при свободном опылении. У большинства проанализированных семяпочек через 3 дня обнаружены двуклеточные, а через 6 — маленькие шаровидные предзародыши. Наблюдаемые картины убеждают в том, что самоопыление обусловливает замедление эмбриональных процессов и что в данных условиях опыления семигамия преобладает над сингамией.

Для сравнительного анализа вариантов опыта внутривидового и межвидового опыления фиксация семяпочек проводилась с более краткими интервалами. По мере увеличения времени с момента опыления до фиксации все более отчетливо обнаруживался характер взаимодействия между прорастающей пыльцевой трубкой и тканями рыльца. Различие между обоими вариантами во всех эмбриональных процессах было ярко выражено. При опылении рылец *R. laciniata* пыльцой того же вида (III вариант) довольно часто наблюдается излияние пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Так, через 3 часа после опыления в 19 семяпочках из 23 изученных обнаружено излившееся содержимое пыльцевой трубки или отмечены спермии близ женских ядер. Следовательно, при внутривидовом опылении не наблюдается каких-либо нарушений в поведении пыльцевых трубок. У большинства семяпочек при раннем сроке фиксации (от 10 мин. до 3 часов после опыления) отмечено присутствие спермия в яйцеклетке. Процесс погружения спермия в яйцеклетку и изменение его структуры связаны с ее физиологическим состоянием. Через сутки после этого яйцеклетка находится в той или иной фазе митоза. Ранние стадии эмбриогенеза при внутривидовом опылении протекали сходно с тем, что наблюдалось в предыдущих вариантах — при свободном опылении и самоопылении. Единственная отличительная особенность заключается в том, что при внутривидовом опылении рост пыльцевых трубок, излияние их содержимого, индуцированное деление яйцеклетки при внедрении спермия в ее цитоплазму и ранние стадии эмбриогенеза протекают быстро. Так, при внутривидовом опылении, уже на третий день после него, в семяпочках развивается не только шаровидный предзародыш, но и клеточный эндосперм, заполняющий всю полость зародышевого мешка. Из 11 проанализированных семяпочек после опыления только в одной не было шаровидного предзародыша. Необходимо также отметить большие размеры зародышевых мешков при внутривидовом опылении, что свидетельствует об их энергичном росте, а также интенсивное деление клеток предзародыша и эндосперма. На шестой день после опыления у некоторых шаровидных предзародышей начинают развиваться семядоли, а клетки эндосперма, непосредственно прилегающие к предзародышу, разрушаются. При внутривидовом опылении в семяпочках на третий и шестой день после опыления обнаружены многоклеточные предзародыши, в базальной области которых расположено несколько производных ядер спермия (рис. 2, *б*).

Итак, при внутривидовом опылении развитие зародыша в большинстве случаев происходит в результате семигамии, но в отличие от предыдущих двух вариантов опыления эмбриональные процессы протекают быстрее.

При свободном опылении, самоопылении и внутривидовом опылении (I, II, III варианты) обнаружен почти одинаковый процент семигамно развивающихся предзародышей. В этих случаях спермий прекращает движение к ядрам женских клеток, но не элиминируется, а продолжает «функционировать».

В IV варианте (межвидовое опыление) при опылении рылец *R. laciniata* пыльцой *R. amplexicaulis* отмечено большое различие в эмбриональных процессах по сравнению с самоопылением и внутривидовым опылением. Но прежде чем анализировать наши данные, отметим, что имеется много исследований, в которых объясняются причины нарушения эмбриональных процессов. Так, в ряде работ (Батыгина и др., 1961; Батыгина, 1974; Банникова, 1963, 1965, 1975; Поддубная-Арнольди, 1964; Канделаки, 1967; Долгова-Хведынич, 1967; Худяк, Банникова, 1968) показано, что рост пыльцевых трубок в тканях столбика происходит с отклонениями от нормы — он замедляется или же отсутствует их ориентация к семяпочкам. У некоторых растений пыльцевые трубки растут нормально, но оплодотворение и последующие процессы эмбриогенеза протекают с отклонениями.

В нашем опыте родительские формы резко отличаются друг от друга: *R. laciniata* — многолетнее растение с числом хромосом 2n = 76, а *R. amplexicaulis* — однолетнее, у него 2n = 32. В комбинации ♀ *R. laciniata* × × ♂ *R. amplexicaulis* в ранние сроки фиксации (от 10 мин. до 3 часов) и более поздние (сутки) в зародышевых мешках случаи излияния содержимого пыльцевой трубки отмечены не особенно часто. Но даже в тех зародышевых мешках, в которых происходит вхождение пыльцевой трубки или излияние содержимого, наблюдается ее замедленный рост по сравнению с этими процессами при опылении. Через сутки после опыления зародышевые мешки не изменяются. В более поздние сроки фиксации семяпочек (3 и 6 дней после опыления) только в четырех зародышевых мешках был обнаружен спермий близ женских ядер и лишь в одном — небольшой предзародыш. Большинство семяпочек имело более или менее выраженные признаки аномалий, которые особенно четко проявлялись в клетках зародышевого мешка и эндотелия. Спустя значительное время после опыления чаще отмечались дегенерирующие или полностью разрушенные клетки зародышевого мешка. Дегенерация начинается с халазальной области, поэтому антиподы дегенерируют раньше. В противоположность клеткам зародышевого мешка клетки эндотелия активно делятся, разрастаются и из однослойной ткани превращаются в многослойную. Интенсивное деление клеток и разрастание эндотелия могут определяться характером опыления (гибридизация, самоопыление), при котором прежде всего наблюдаются недоразвитие зародыша или его отсутствие (Поддубная-Арнольди, Лодкина, 1945; Brink, Cooper, 1947; Банникова, 1965). Разрастание эндотелия связывают с наличием питательных веществ (Brink, Cooper, 1947; Александров, Савченко, 1951; Цингер, 1958; Савченко, 1973), которые, по мнению Н. В. Цингер (1958), поступают не только через халазальную часть, но и через всю поверхность зародышевого мешка. В тех случаях, когда клетки зародышевого мешка по тем или иным причинам утрачивают жизнеспособность, все притекающие к нему вещества накапливаются и поглощаются клетками эндотелия; его клетки реагируют на обилие питательных веществ усиленным делением. При гибридизации ♀ *R. laciniata* × ♂ *R. amplexicaulis* в части семяпочек наблюдается проникновение пыльцевой трубки и излияние ее содержимого в зародышевый мешок, т. е. прогамная фаза оплодотворения протекает нормально, но его вторая фаза — гаметогамная — наступает редко. Именно поэтому происходит разрастание эндотелия.

Межвидовое опыление было проведено нами не только для установления сроков прохождения эмбриональных процессов, но прежде всего для выяснения поведения спермия в зародышевом мешке: как отражается отдаленность скрещиваемых видов на поведении мужских гамет? В данной комбинации видов, вероятно, проявилась несовместимость их гамет, имеющих резко различный кариотип, что и привело к описанным нарушениям развития.

Исследования показали, что наличие спермиев в зародышевом мешке в первые 3 часа после опыления — явление редкое. Обычно они обнаруживались позднее — через сутки и более. Естественно было ожидать, что в этом варианте опыления спермии будут вести себя как при семигамии. Но в этой комбинации скрещивания ни в одном зародышевом мешке семигамия отмечена не была. Следовательно, наши данные (Мовсесян и др., 1972; Мовсесян, Каспарова, 1973; Мовсесян, 1975; Мовсесян, Хачатрян, 1975) позволяют думать, что при отдаленной гибридизации семигамия отсутствует.

В V варианте — при кастрации цветков с последующей изоляцией соцветий — часто обнаруживалась деградация элементов зародышевого мешка. Отсутствие опыления и развития предзародыша у большинства зародышевых мешков приводит к разрастанию эндотелия, разрушению яйцевого и антиподального аппаратов. В микропиллярной части этих зародышевых мешков не найдены никакие ядра, сходные с мужскими ядрами, обнаруженными в семяпочках при свободном опылении, самоопылении и внутривидовом опылении.

Заключение

Rudbeckia laciniata является прекрасным объектом для иллюстрации особенностей эмбриональных процессов при семигамии. Нами впервые были использованы типы опыления для установления причин развития зародыша в результате семигамии. Исследование семяпочек во всех вариантах опыления показывало, что при наличии семигамии яйцеклетка может делиться и развиваться в предзародыш лишь в тех случаях, когда цветки опыляются близкородственной пыльцой — от того же соцветия (самоопыление) и того же вида (свободное и внутривидовое опыление). При межвидовом скрещивании семигамия отсутствует. Поэтому мы предполагаем, что одна из необходимых предпосылок этого явления — сходство хромосомного набора спермия и яйцеклетки. Гаплоидный спермий, проникший в диплоидную яйцеклетку, может индуцировать ее деление, если его хромосомы гомологичны хромосомам яйцеклетки. В противном случае его присутствие в цитоплазме яйцеклетки не приводит к семигамии и развитию предзародыша. У наших объектов и при близкородственном опылении, и при межвидовом скрещивании число хромосом яйцеклетки в 2 и более раз превышало их число у спермия, но семигамия обнаруживалась только в первом случае.

В комбинации скрещивания ♀ *R. laciniata* × ♂ *R. amplexicaulis* проникновение в зародышевый мешок и излияние содержимого пыльцевых трубок задерживается, эмбриональные процессы нарушаются; это снижает число случаев проникновения спермия в цитоплазму яйцеклетки. В другой комбинации — ♀ *R. speciosa* × ♂ *R. triloba* (наши неопубликованные данные) — внедрение спермия в цитоплазму яйцеклетки наблюдалось чаще. Но в обоих комбинациях не было индуцированного развития диплоидной яйцеклетки в предзародыш. Это еще раз подтверждает значение кариотипического сходства гамет для семигамии. Вследствие этого при межвидовом скрещивании не происходит развития предзародыша в результате семигамии.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., М. И. Савченко (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. XV, 2. — Банникова В. П. (1963). Цитоэмбриология отдаленных гибридов. Укр. бот. ж., 20, 1. — Банникова В. П. (1965). Нарушения в формировании семян при отдаленной гибридизации табаков. Ж. общ. биол., 26, 4. — Банникова В. П. (1975). Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. — Батыгина Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. — Батыгина Т. Б., О. А. Долгова, С. Н. Коробова. (1961). Процесс оплодотворения при внутри- и межвидовой гибридизации. Тез. докл. III Всес. совещ. эмбриологов. М. — Дарвин Ч. (1878). Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Соч., VI, 1950. — Долгова-Хведынич О. А. (1967). Оплодотворение при отдаленной гибридизации видов рода *Crepis*. Бот. ж., 52, 6. — Канделаки Г. В. (1967). Отдаленная гибридизация и ее закономерности. Автореф. докт. дисс. Тбилиси. — Мовсесян С. Н. (1964). Процесс оплодотворения у *Rudbeckia maxima*. Изв. АН Арм. ССР, XVII, 2. — Мовсесян С. Н. (1968). Сравнительные цитоэмбриологические исследования некоторых видов рудбекии. Матер. Всес. симп. по эмбриол. раст. М. — Мовсесян С. Н. (1975). О семигамии. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса, I. — Мовсесян С. Н., А. М. Багдасарян, И. П. Каспарова. (1972). Дополнительные данные о семигамии. Бот. ж. Армении, XXV, 9. — Мовсесян С. Н., И. П. Каспарова. (1973). Некоторые попытки выяснения причин семигамии. Половой процесс и эмбриогенез растений. Тез. докл. — Мовсесян С. Н., Т. Л. Хачатрян. (1975). Структура семигамного зародыша у *Rudbeckia laciniata* L. Уч. Зап. Ереванск. гос. унив., 2. — Навашин М. С. (1936). Методика цитологического исследования для селекционных целей. — (Навашин С. Г.) Nawashin S. G. (1900). Über die Befruchtungsvorgange bei einigen Dikotyledonen. Ber. Deutsch. Ges., 18. — Наумов Н. А., В. Е. Козлов. (1954). Основы ботанической микротехники. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольди В. А., М. М. Лодкина. (1945). Эмбриогенез при отдаленной гибридизации и полиплоидии в роде *Nicotiana*. Бот. ж., 30, 5. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочек покрытосеменных растений. — Солнцева М. П. (1968). О поведении спермиев в зародышевом мешке *Rudbeckia laciniata* L. Матер. Всес. симп. по эмбриол. раст. М. — Солнцева М. П. (1973). Семигамия и оплодотворение у *Rudbeckia laciniata* L. Бот. ж., 58, 9. — (Солнцева М. П.) Solntzeva M. P. (1975). Hemigamy in plants. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса, I. — Худяк В. И., В. П. Банникова. (1968). Цитоэмбриологические основы несовместимости при отдаленной гибридизации покрытосеменных растений. Цитология и генетика, 2, 2. — Цингер Н. В. (1958). Физиологическое значение поверхностных зон семени. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 32. — Battaglia E. (1946a). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*), VIII: Semigamia in *Rudbeckia laciniata* L. Nuovo Giorn. Bot. Italiano, 53. — Battaglia E. (1946б). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). VI: Apomissia in *Rudbeckia speciosa* Wender. Nuovo Giorn. Bot. Italiano, 53. — Battaglia E. (1947). Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (*Asteraceae*). XI: Semigamia in *Rudbeckia speciosa* Wender. Nuovo Giorn. Bot. Italiano, 54. — Battaglia E. (1955). Unusual cytological features in the apomictic *Rudbeckia sullivantii* Boynton et Beadle. Caryologia, 8, 1. — Brink R. A., D. C. Cooper. (1947). The endosperm in seed development. Bot. Rev., 13, 8. — Maheshwari P., A. R. Srinivasan. (1944). A contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor* Nutt. New Phytologist, 43.

Ереванский
государственный университет.

Получено 3 XII 1974.

УДК 625.112 : 581.527.7 (470.343)

Ю. Д. Гусев

ПРОНИКНОВЕНИЕ НОВЫХ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В МАРИЙСКУЮ АССР ПО ЖЕЛЕЗНОЙ ДОРОГЕ

YU. D. GUSEV. PENETRATION OF NEW ADVENTIVE PLANTS INTO MARI A. S. S. R. BY MEANS OF THE RAILWAY

В начале сентября 1976 г. я обследовал в Марийской АССР флору ж.-д. станций Волжск (5 IX) и Йошкар-Ола (9 IX), а также провел небольшие наблюдения (8 и 10 IX) по железнодорожной ветке Зеленодольск—Йошкар-Ола, построенной в начале 30-х годов. Кроме того, я просмотрел часть гербарной коллекции Марийского государственного университета и картотеку гербария в Марийском научном краеведческом музее. Основу этих коллекций составляют гербарные сборы Б. П. Василькова и Л. Н. Васильевой в 1931—1933 гг. и сборы В. А. Крейера 1969—1972 гг.

В результате личного обследования железнодорожной флоры Марийской АССР мною были найдены нижеперечисленные виды, не указанные С. Коржинским (1898), и в единственном для республики опубликованном сводном списке растений М. И. Замараевой (1929), и в другой литературе, а также отсутствующие в рукописном списке и картотеке вышеназванных гербарных коллекций.

Amaranthus albus L. Несколько плодоносящих растений найдено мною на ж.-д. пути тупика ст. Волжск. На ст. Йошкар-Ола этот вид встречен на ж.-д. полотне в нескольких местах.

Amaranthus blitoides S. Wats. Отдельные плодоносящие растения и группы их обнаружены на ст. Йошкар-Ола. Несколько растений найдены на ст. Волжск, а 1 экземпляр наблюдался на ст. Помары.

Anisantha (*Bromus*) *tectorum* (L.) Nevski. Небольшие группы плодоносящих и засохших растений наблюдались на ж.-д. путях станций Сурок и Пемба.

Artemisia sieversiana Ehrh. ex Willd. Небольшое количество растений с цветками и незрелыми плодами, а также розеток первого года жизни встречены на насыпи и ж.-д. путях станций Волжск и Йошкар-Ола.

Atriplex tatarica L. Несколько растений с цветками и незрелыми плодами росло на ж.-д. насыпи на ст. Волжск.

Bromus squarrosus L. Группа растений со зрелыми, начавшими осыпаться семенами наблюдалась на ж.-д. полотне на ст. Йошкар-Ола.

Cosmos bipinnatus Cav. Цветущее растение отмечено на ст. Йошкар-Ола на ж.-д. отвале. Обычно здесь в культуре.

Eragrostis minor Host. Более десятка отцветших растений найдено на ж.-д. путях ст. Йошкар-Ола.

Fagopyrum tataricum (L.) Gaertn. Одно доцветающее растение собрано на ж.-д. полотне ст. Йошкар-Ола.

Iva xanthifolia Nutt. На ст. Йошкар-Ола, возле ж.-д. путей найдена группа цветущих и зацветающих растений и отдельно — 1 цветущее. На ст. Волжск на ж.-д. полотне собран единственный экземпляр с цветками.

Lepidium latifolium L. Несколько цветущих растений найдено на ст. Йошкар-Ола, у стены здания вдоль ж.-д. путей.

Oenothera sp. Много плодоносящих растений наблюдалось из поезда на ж.-д. насыпи на 29-м км дороги Зеленодольск—Йошкар-Ола и близ ст. Илеть (за рекой Илеть). Судя по облику, это, вероятно, были растения *Oenothera rubricaulis* Klebahn, но предположение нуждается в проверке.

Plantago arenaria Waldst. et Kit. Одно цветущее растение собрано на ж.-д. путях ст. Йошкар-Ола. На ст. Кундыш, на краю ж.-д. насыпи наблюдалось около десятка растений.

Senecio viscosus L. Не менее сотни растений с цветками и плодами найдено на ж.-д. ст. Йошкар-Ола. Растения этого вида наблюдались также на путях станций Волжск, Кундыш, Сурок, Пемба и Куяр — везде плодоносят и, несомненно, дают самосев.

Sisymbrium altissimum L. На ст. Йошкар-Ола, на ж.-д. насыпи в двух местах найдено несколько отцветающих растений с незрелыми плодами.

Sisymbrium volgense Bieb. ex E. Fourn. На ж.-д. полотне ст. Йошкар-Ола в трех местах найдены небольшие группы еще цветущих растений.

Xanthium riparium Itzigs. et Hertzsch. Группы растений с цветками и незрелыми плодами наблюдались на ж.-д. насыпях станций Волжск, Илеть и Шелангер.

На ж.-д. насыпях и путях МАССР имеется много всходов и молодых растений различных культивируемых древесных видов, из которых особого внимания заслуживают *Acer negundo* и *Populus balsamifera*, встречающиеся особенно часто и способные к натурализации. Их семена заносятся сюда из близлежащих декоративных и защитных насаждений, а также завозятся поездами.

Все перечисленные виды появились здесь не случайно. Они часто встречаются по железным дорогам (в основном на станциях) в других областях таежной зоны европейской части СССР, как это видно из многих статей автора (Гусев, 1975, 1976а, 1976б, и др.). Это подтверждается и моими последними наблюдениями в 1976 г. в Удмуртской АССР и на севере Татарской АССР. Так, вблизи МАССР на северо-западе ТАССР на ж.-д. путях станции Зеленодольск (5 IX) отмечены *Amaranthus blitoides*, *Senecio viscosus*, *Sisymbrium altissimum*, а на ст. Казань (7—8 IX) — *Acer negundo*, *Amaranthus blitoides*, *Artemisia sieversiana*, *Atriplex tatarica*, *Plantago arenaria*, *Populus balsamifera*, *Sisymbrium altissimum*, *Xanthium riparium*.

Почти все приведенные виды, по-видимому, уже натурализовались на железной дороге МАССР и могут считаться эпекофитами. Следует отметить, что лето 1976 г. было здесь холодным и дождливым и, следовательно, неблагоприятным для развития большинства адвентивных растений. Поэтому фазы цветения и плодоношения у них по сравнению с другими годами, несомненно, несколько запоздали.

На путях и насыпях ж.-д. станций произрастает также много других, преимущественно занесенных человеком видов. Например, на ст. Йошкар-Ола при беглом осмотре ее флоры мною были отмечены следующие виды травянистых растений: *Achillea millefolium* L., *Agrostis gigantea* Roth, *Amaranthus retroflexus* L., *Arctium lappa* L., *A. tomentosum* Mill., *Artemisia absinthium* L., *A. austriaca* Jacq., *A. vulgaris* L., *Atriplex nitens* Schkuhr, *A. patula* L., *Avena fatua* L., *A. sativa* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Bidens tripartita* L., *Brassica campestris* L., *Bunias orientalis* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med., *Carduus crispus* L., *Carex* sp., *Carum carvi* L., *Centaurea cyanus* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Chenopodium album* L., *Ch. glaucum* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *C. vulgare*(Savi) Ten., *Convolvulus arvensis* L., *Corispermum marschallii* Stev., *Crepis tectorum* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Epilobium* sp., *Equisetum arvense* L., *Erigeron canadensis* L., *Erysimum strictum* Gaertn., Mey. et Scherb., *Fagopyrum esculentum* Moench, *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Festuca* sp., *Fragaria vesca* L., *Galium mollugo* L., *Helianthus annuus* L., *Hieracium* sp., *Inula britannica* L., *Lactuca serriola* L., *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., *Leontodon autumnalis* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *L. ruderale* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Linum usitatissimum* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Malva pusilla* Smith, *Matricaria suaveolens* Buchen., *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Melilotus alba* Desr., *M. officinalis* (L.) Lam., *Panicum miliaceum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Plantago major* L., *Poa annua* L., *Polygonum aviculare* L., *P. convolvulus* L., *P. lapathifolium* L., *Potentilla argentea* L., *P. norvegica* L., *Puccinellia distans* (L.) Parl., *Ranunculus acris* L., *Raphanus raphanistrum* L., *R. sativus* L., *Rorippa palustris* Bess., *Rumex acetosella* L., *R. confertus* Willd., *Rumex* sp., *Secale cereale* L., *Senecio vulgaris* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv., *S. viridis* (L.) Beauv., *Silene vulgaris* Garcke, *Sinapis arvensis* L., *Sisymbrium loeselii* L., *S. officinale* (L.) Scop., *Solanum nigrum* L., *Spergula arvensis* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Tanacetum vulgare* L., *Taraxacum officinale* Web. ex Wigg., *Trifolium arvense* L., *T. hybridum* L., *T. pratense* L., *T. repens* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Triticum aestivum* L., *Tussilago farfara* L., *Urtica dioica* L., *Vicia angustifolia* L., *V. cracca* L., *Xanthium strumarium* L., *Zea mays* L., *Zerna inermis* (Leyss.) Lindm.

Более тщательное обследование железнодорожной рудеральной флоры разных станций МАССР, конечно, выявит много других видов, в том числе новых для республики. Насколько можно судить по приведенному неполному списку флоры ст. Йошкар-Ола, в своих основных чертах флора ж.-д. станций МАССР мало отличается от таковой в других областях таежной зоны европейской части СССР и близка к флоре станций даже северо-западных областей (Гусев, 1968, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

Гусев Ю. Д. (1968). Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. Бот. ж., 53, 11. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам северо-запада европейской России. Бот. ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1975). Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР. Бот. ж., 60, 3. — Гусев Ю. Д. (1976а). Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей. Бот. ж., 61, 3. — Гусев Ю. Д. (1976б). Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области. Бот. ж., 61, 4. — Замараева М. И. (1929). Список сосудистых растений Мариобласти. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 51, 6. — (Коржинский С.) Korshinsky S. (1898). Tentamen Florae Rossiae Orientalis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 IX 1976.

УДК 005 : 582.738

Г. П. Яковлев

ОБЗОР РОДА *ALEXA* MOQ. *(FABACEAE—ANGYLOCALYCEAE)*

G. P. YAKOVLEV. THE REVIEW OF THE GENUS *ALEXA* MOQ. (*FABACEAE — ANGYLOCALYCEAE*)

Впервые дан обзор южноамериканского рода *Alexa* (*Fabaceae*). Род включает девять морфологически близких видов, два из которых — *A. cowanii* Yakovl. и *A. surinamense* Yakovl. — являются новыми для науки.

Первый из видов рода *Alexa* Moq. был описан в 1845 г. Роб. Шомбургком под названием *Alexandra imperatricis* Schomb. и посвящен жене Николая I Александре Федоровне. Позднее выяснилось, что *Alexandra* является гомонимом, так как двумя годами ранее Бунге предложил аналогичное название для одного из родов сем. *Chenopodiaceae*. Это побудило Мокен-Тандена дать роду, описанному Шомбургком, новое имя *Alexa* Moq.

В XX в. в разных районах Южной Америки было найдено еще несколько видов рода *Alexa*. Однако, насколько известно, не существует какого-либо общего обзора, посвященного этому таксону. В процессе изучения трибы *Sophoreae* s. l., в которую до недавнего времени было принято включать род *Alexa*, мне удалось познакомиться со значительным «пакетом» материалов, хранящихся в основных североамериканских гербариях. Это позволило выявить два новых вида и уточнить ряд моментов, касающихся морфологических особенностей и географического распространения уже известных.

Как сказано, *Alexa* включали в трибу *Sophoreae* s. l. Проведенные наблюдения, однако, показывают, что этот таксон явственно тяготеет к родам *Angylocalyx* Taub., *Uleanthus* Harms и *Castanospermum* A. Cunn. ex Hook. Вместе с ними род *Alexa* образует особую подтрибу *Angylocalycinae* (триба *Angylocaleceae* Yakovl.).

Морфологически все виды рода *Alexa* близки друг к другу и их взаимное родство очевидно. Всего в роде известно 9 видов.

Alexa Moq. 1849, in DC., Prodr. 13, 2 : 168. — *Alexandra* Schomb. 1845, London Journ. Bot. 4 : 12; id. 1845, in *Barbacenia alexandrinae* und *Alexandra imperatricis* : 18; non Bunge, 1843.

Typus: *Alexa imperatricis* (Schomb.) Baill. (= *Alexandra imperatricis* Schomb.).

Деревья; лист непарноперистосложный; венчик крупный, мотылькововидный (т. е. подобен мотыльковому, но ушко и горбик у внутренних лепестков отсутствуют); гипантий широкий вогнутый; чашечка колокольчатая или ширококолокольчатая, с неясными, короткими зубцами; тычинки свободные; боб продолговатый или почти продолговатый, массивный, почти цилиндрический или несколько сплюснутый и бугристый; перикарпий плотный, снаружи почти одревесневший, внутри губчатый; семена крупные (латерально не сплюснутые), с хрупкой спермодермой; эндосперма нет; семядоли прямые, массивные.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ALEXA*

1. Листочки сложного листа округлые или эллиптические, 17—31 см дл., 13—16 см шир. . . . . 8. *A. surinamensis*
+ Листочки иных размеров . . . . 2.
2. Пластинка флага по спинке выше середины более или менее густо опушенная . . . . 6.
+ Пластинка флага по спинке выше середины негусто, чаще рассеянно опушенная или голая . . . . 3.

3. Листочки тонкие, почти перепончатые, цветок 4.5—8 см дл. . . . . 4.
+ Листочки плотные или кожистые, цветок 3.5—4.5 см дл. . . . . . 5.
4. Листочки снизу прижатоопушенные, цветоножки 0.6—1 см дл., цветок 4.5—5 см дл., чашечка около 1.5 см дл. . . . . 6. *A. cowanii*
+ Листочки снизу мохнатоопушенные, цветоножки до 0.5 см дл., цветок 5—8 см дл., чашечка 2.2—3 см дл. . . . . 7. *A. canaracunensis*
5. Цветочные почки 1.7—2.2 см дл., цветок 3.8—4.5 см дл., верхушка листочков чаще заостренная или широкооттянутая . . . . 1. *A. imperatricis*
+ Цветочные почки 1.2—1.6 см дл., цветок около 3.5 см дл., верхушка листочков тонко-длиннозаостренная . . . . 2. *A. leiopetala*
6. Жилки листа 2-го и 3-го порядков резко выступающие и образующие снизу явственную сетку: цветок 4.5—8 см дл., чашечка 2.5—3 см дл., ножка пестика короче завязи . . . . 5. *A. superba*
+ Жилки листа 3-го порядка выступающей сетки не образуют . . . . 7.
7. Цветки 3.8—5 см дл. . . . . 8.
+ Цветки 5—8 см дл., стилодий и ножка пестика длиннее завязи, прицветники ланцетные, 1.1—1.7 см дл. . . . . . 9. *A. bauhiniiflora*
8. Листочки (в гербарии) коричневатые или коричневато-зеленые, в числе 5—9, у самого черешочка несколько низбегающие, цветочные почки 2—3 см дл., эллиптические, чашечка 2.4—3 см дл. . . . . 4. *A. grandiflora*
+ Листочки (в гербарии) зеленые или темно-зеленые, в числе 9, цветочные почки 1.8—2.4 см дл., широкоэллиптические, чашечка 1.8—2.4 см дл. . . . . 3. *A. wachenheimii*

1. *A. imperatricis* (Schomb.) Baill. 1870, Hist. Pl. 2 : 362. — *Alexandra imperatricis* Schomb. (начало? 1845), London Journ. Bot. 4 : 12; id. (середина—конец 1845), *Barbacenia alexandrinae* und *Alexandra imperatricis*: 18; non Bunge, 1843.

Дерево до 40 м выс.; ось листа до 50 см дл., листочки на черешочках около 1 см дл., сверху голые, снизу от голых до рассеянноопушенных мохнатыми бурыми волосками, продолговатые, эллиптические, обратнояйцевидные, при основании туповатые, округлые или слегка выемчатые, на верхушке заостренные или широковатооттянутые, редко тонкооттянутые, 10—25 см дл., 5.5—11 см шир. (чаще 19 × 8); соцветия кистевидные, 9—12 см дл., часто каулифлория; прицветники треугольные до 0.5 см дл., обычно рано опадающие; цветочные почки 1.8—2.2 см дл., широкоэллиптические или обратнояйцевидные, на верхушке и при основании закругленные; цветоножки 1.7—3.5 см дл.; цветок 3.8—4.5 см дл., флаг обратнояйцевидный, красный, прочие лепестки оранжево-желтые; боб продолговатый, бархатистоопушенный коричневыми волосками, позднее оголяющийся, до 27 см дл., до 6 см шир.; семена 3.5 см дл., 3.4 см шир., 1.7 см толщины, с одной стороны выпуклые, с другой вдавленные, спермодерма темная.

a. var. *imperatricis* — флаг на спинке в нижней трети более или менее опушенный. Эта разновидность обитает главным образом в Гайане.

b. var. **glabra** Yakovl., var. nov. — Vexillum nudum vel subnudum. Typus: Venezuela, Est. Bolivar, carrtera El Dorado — Sta. Elena, km 88, 26 II 1959, n° 7294, Bernardi (NY). Разновидность встречается преимущественно в Венесуэле и северо-западной Гайане.

Specimina examinata: Гайана (Guyana): Guiana, Schomburgk (LE); Arubaru (??) Corentyn — Fl., n°1565, Rob. Schomburgk (LE); Mazaruni drainage, Kako tributary, Upper Arubaru Rives, 2000 ft, 31 I 1939, n° 171, Pinkus (F, NY); Northwest Terr., Matthews Ridge Barima River, 300 ft., 18 I 1955, n° 4059, Maguire (F); Upper Mazaruni River basin, Kukui River, in Mora forest bordering riv. 500 m, 5 IX 1960, n° 45295, S. & C. Tillett (NY); ib., Kamarang River, 550 m, 25 X 1960, n° 45 795, S. & C. Tillett (F). Венесуэла (Venezuela): Delta Amacuro: Caño Acure — la Margarita, 1950, n° 100, Budowski (F); ib., Serr. Imataca, 100 km S. of Cerro Muerto, 6 XI 1955, n° 39 585, Wurdack, Monachino (NY); ib., El Palmar-Raudal trail, upper Rio Taro drainage, 15 XI 1955, n° 39 681, id. (F); Serr. Imataca, between Amacuro and mouth of Deadwater Creek Moat (Agua Muerto), 7 XI 1960, n° 87 344, Steyermark (NY, F, US); ib., Cerro La Paloma, east side of Rio Cuyubini, 16 X 1960, n° 87 567, id. (NY); Bosque Pluvial, Este de Rio Grande, Este- Noreste de El Palmar, 14 II 1964, n° 79, Berti (MO, F); ib., n° 175, id. (MO), ib., 12—15 VII 1964, n° 318, id. (F). Est. Bolivar: carrtera El Dorado — Sta Elena, km 88, 26 II 1959, n° 7294, Bernardi (NY); S El Dorado, 23 VII 1960, n° 86 614, Steyermark (NY, VEN, F).

2. *A. leiopetala* Sandwith, 1942, Kew Bull. : 228.

Дерево; ось листа?; листочки на черешочках 0.6—1 см дл., сверху голые, снизу обычно опушенные, продолговатые, эллиптические или продолговато-узкообратнояйцевидные, при основании тупые, округлые или слегка выемчатые, на верхушке длинно-тонкооттянутые, 5.5—20 см дл., 2.3—8 см шир. (чаще 15 × 5); соцветия кистевидные, 5—10 см дл., часто каулифлория; прицветники треугольные, нередко остающиеся; цветочные почки 1.2—1.6 см дл., обратнояйцевидные; цветоножки до 3 см дл.; цветок около 3.5 см дл., флаг обратнояйцевидный, ярко-красный, голый на спинке, прочие лепестки также красные, на верхушке оранжевые, голые; боб обратноланцетный, до 25 см дл., 5.5 см шир., густо ржавоопушенный; семена 2.5 см дл., 1.8 см шир.

Lectotypus: Guyana, Mazaruni Station, 12 I 1940 (fl.), n° 3077, Fanshawe (FHO).

В качестве лектотипа избран образец с цветками, поскольку именно в их особенностях заключены отличия от *A. imperatricis*. Образец с плодами под этим же номером, собранный Фаншейвом 12 IV 1940, следует рассматривать как паратип.

К сожалению, я видел только один образец этого вида, хранящийся в Ленинграде (LE): Upper Demerara River, 1887, n° 4240, Jenman, и не мог составить четкого представления, в какой мере этот вид отличается от ближайшего *A. imperatricis*.

3. *A. wachenheimii* R. Ben. 1921, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 27 : 115.

Дерево до 30—35 м выс.; ось листа 25—30 см (и более?); листочки в числе 9 на черешочках 0.5—0.7 см дл., плотные, в гербарии зеленые или темно-зеленые, сверху голые, снизу опушенные, реже почти голые, мелкие жилки снизу образуют несколько выступающую сетку, эллиптические, продолговатые, продолговато-узкояйцевидные, при основании округлые, округло-клиновидные или слегка выемчатые, на верхушке заостренные или тонкооттянутые, 6—20 см дл., 3.2—9 см шир.; соцветия верхушечные; цветоножки 1.8—4 см дл. (после отцветания длиннее); прицветники широкотреугольные, несколько ладьевидные, 0.3—0.5 см дл.; цветочные почки 1.8—2.4 см дл., широкоэллиптические, на верхушке и при основании более или менее закругленные; цветки 4.3—5.5 см дл., чашечка колокольчатая, 1.8—2.4 см дл., с ржаво-бархатистым опушением, иногда с примесью седоватых волосков; ножка пестика голая, короче завязи; лепестки белые, снаружи густо бархатистоопушенные, позднее на ноготках и по краю оголяющиеся; флаг обратнояйцевидный или треугольно-обратнояйцевидный, или обратноширококоланцетный, с наружной стороны иногда с заметными коричневыми продольными полосами, с внутренней — имеет красные полосы; внутренние лепестки почти продолговатые; боб 13—20 см дл., 3—4.5 см шир., около 2.5 см толщины, бархатистоопушенный коричневыми волосками, продолговато-обратноланцетный; семена 2.7—3 см дл., 1.5—1.7 см шир., 0.7—0.9 см толщины, продолговато-эллиптические, выпукловогнутолинзовидные.

Typus: Guyane francaise, environs de Godebert, I 1920, n° 93, Wachenheim (P).

Фр. Гвиана (Fr. Guiana): environs de Godebert, I 1920, n° 93, Wachenheim (P); Route de Mana, 800 m après le lieu dit «Godebert», direction Mana, 29 II 1956, n° 7320, F. G. For. Dept. (NY); ib., 28 V 1956, n° 7507, F. G. For. Dept. (NY). Суринам (Suriname): Watramiri, arbor n° 1691, 9 I 1918, herb. n° 4229, Stahel, Gonggryp (U, NY, MO); Brownsberg, 1 VII

1924, herb. n° 6742, Stahel, Gonggryp (U, NY, MO); Brokopondo Reservoir Area, forest along Locus Creek and Sara Creek, II 1964, Lems (NY). Гайана (Guyana): Madray Landing Essequibo River, V 1944, Field n° F 1694, anon. (NY).

4. *Alexa grandiflora* Ducke, 1915, Arch Jard. Bot. Rio de Janeiro I : 33.

Высокое дерево; ось листа 11—30 см (и более?); листочки в числе 5—9 на черешочках до 1.1 см дл., кожистые, в гербарии коричневатые или коричневато-зеленые, сверху голые, снизу голые или слабо опушенные, мелкие жилки образуют снизу почти невыступающую сетку, продолговатые, продолговато-узкояйцевидные или эллиптические; при основании округло-клиновидные, редко выемчатые, у самого черешка несколько нисбегающие, на верхушке заостренные или тонкооттянутые, часто несколько асимметричные, 5.8—19.8 см дл., 2.3—9.2 см шир.; соцветия верхушечные; цветоножки 1.2—4 см дл. (после отцветания слегка удлиняющиеся); прицветники широкотреугольные, несколько ладьевидные, 0.2—0.4 см дл.; цветочные почки 2—3 см дл., эллиптические, к основанию и верхушке туповатозаостренные, ржаво-или седовато-бархатистоопушенные; цветки 4.5—5 см дл.; чашечка ширококолокольчатая, 2.4—3 см дл.; ножка пестика голая, короче завязи; лепестки белые, снаружи почти по всей поверхности густо бархатистоопушенные, иногда позднее на ноготках оголяющиеся; флаг обратнояйцевидный или треугольно-обратнояйцевидный; внутренние лепестки продолговатые; боб оголяющийся, до 20 см дл., 3.5—5 см шир.; семена не видел.

Typus: Brazil, Alcobaca, Rio Tocantins, 14 XII 1914, n° 15 558, Ducke (MG; fragm. holo — F; isotypus — US).

Типовой экземпляр с цветками. От этого же (?) дерева во время плодоношения были взяты семена, из которых в ботаническом саду MG было выращено растение. От него неоднократно брали образцы и рассылали в различные гербарии. Эти гербарные образцы могут в известной степени заменить при изучении голотип.

Specimina examinata: Бразилия (Brazil): Alcobaca, Rio Tocantins, 14 XII 1914, n° 15 558, Ducke (MG; fragm. — F, US); ib., fr., n° 15 974, Ducke (G, F); Rio Itapacura, affl. do Topajos, Cach. do Americana, 25 I 1933, coll. n° 201, Ducke (F, NY, Y); Alcobaca, Rio Tocantins : cult. Jard. Bot. Mus. Goeldi ex seminibus arboris typicae — Ducke anno 1915, IX 1936, n° 286, Ducke (MO, NY, F, US); ib. (cult. Jard. Bot. Mus. Goeldi ex seminibus arboris typicae), 23 IX 1942, n° 7630, Archer (F); ib. (cult. Jard. Bot. Mus. Goeldi ex seminibus arboris typicae), 11 IX 1944, n° 286, Ducke (US, CAL); Para, Xingu, Altamira, 12 X 1943, n° 20 294, Froes (NY).

5. *A. superba* Cowan, 1953, Mem. N. Y. Bot. Gard. 8 : 117. — *A. confusa* Pittier, 1943, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 8 : 262, nom. nud.; *A. imperatricis* Auct. non Schomb., Baill.: Pittier, 1942, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 7 : 309.

Дерево 4—30 м выс.; ось листа до 50 см дл.; листочки кожистые в числе (11)13—17 на черешочках около 1 см дл., сверху почти голые, снизу мохнатоопушенные, жилки второго и третьего порядков, снизу резко выступающие, продолговатые или продолговато-узкояйцевидные, при основании тупые или слегка выемчатые, обычно несколько асимметричные, на верхушке оттянутые, 8—30 см дл., 3.5—11 см шир. (чаще 19—20 × 6—7); соцветия верхушечные, мощные; цветоножки около 1 см дл. (после цветения несколько удлиняющиеся); прицветники рано опадающие, узкотреугольные, до 0.7 см дл., цветочные почки 2.5—2.8 см дл., эллиптические; цветок 4.5—8 см дл.; чашечка колокольчатая, 2.5—3 см дл., ржаво-бархатистая; ножка пестика короче завязи; лепестки снаружи коричневые или золотистые, сплошь мохнатоопушенные, желтоватые или зеленовато-белые изнутри, все обратноланцетные; боб продолговатый, до 25 см дл., около 5 см шир., бархатистоопушенный коричневыми волосками.

Typus: Venezuela, Amazonas, Rio Ventuari, Caño Asisa, Rio Paru, Serrania Paru, 17 II 1951, n° 31 531, Cowan, Wurdack (NY, photo — MO).

Specimina examinata: Венесуэла (Venezuela): Est. Bolivar, Medio Caura, 3 VI 1939, n° 11 402, Williams (F); ib., slopes Quebrada, between Santa Teresita de Kavanayén and Rio Pacaixao XI 1944, n° 60 412, Steyermark (F, MO); Guyana, Caroni, afl. del Ikabarú, selv. del rio Uonán, 435 m, 10 X 1946, n° 1710, Cardona (NY); ib., orillas del Uaipari, 27 X 1946, n° 1923, id. (NY, VEN); Chimanta Massif, Rio Abácapa, slopes of Abácapa-tepui, 420 m, III 1953, n° 74 729, Steyermark (F, NY); Rio Tirica, mun. Urimáre, 29 VIII 1954, n° 1611, Bernardi (NY); noreste de la Serrania Pia soi (Pia-shauhy, Pia-Savi), lt. 3°53′, lg. 62°46′, 5—6 I 1962, n° 90 634, Steyermark (NY). Бразилия (Brazil): Terr. Roraima, vic. of Uaicá airstrip, Rio Uraricoeira, 3°33′ N, 63°11′ W, 27 II 1971, n° 10 739, Prance, Steward et al. (NY).

6. **A. cowanii** Yakovl., sp. nov. — Arbor parva; axis folii ad 60 cm lg.; foliola tenuia, in numero 11—15, supra subnuda, subtus breveter appresse pubescentia oblonga vel oblongo-obovata, basi rotundata vel rotundato-triangulata, apice longe attenuata, 8.5—23 cm lg., 3.5—7.8 cm lt. (saepe 17.5×6.5); petioluli foliolorum ad 1 cm lg.; inflorescentia acrantha; pedicelli 0.6—1 cm lg, tenui; bracteae lineari-lanceolata 0.7—1.1 cm lg.; alabastra 1.2—1.8 cm lg., ellipsoidea vel anguste ellipsoidea; flores 4.5—5 cm lg., calyx campanulatus, ca. 1.5 cm lg., non incisus; petala viridulo-alba, dorso leviter et disperse subpubescentia, vexillum lata oblanceolatum, petala cetera oblongo-linearia; legumen ignotum.

Typus: Guyana, Upper Mazaruni River basin, Kamarang River, Akapai, fluvial forest, 470 m, 12 X 1960, n° 45 630, S. & C. Tillett (NY).

Небольшое дерево 7—10 м выс., ось листа до 60 см дл.; листочки тонкие в числе 11—15 на черешочках до 1 см дл., сверху почти голые, снизу коротко прижатоопушенные, продолговатые или продолговато-обратно-яйцевидные, при основании округлые или округло-треугольные, на верхушке длинно-тонкооттянутые, 8.5—23 см дл., 3.5—7.8 см шир. (чаще 17.5 × 6.5), соцветия верхушечные; цветоножки 0.6—1 см дл., тонкие; прицветники линейно-ланцетные 0.7—1.1 см дл.; цветочные почки 1.2—1.8 см дл., эллиптические или узкоэллиптические; цветок 4.5—5 см дл.; чашечка колокольчатая, около 1.5 см дл., ненадрезанная; лепестки зеленовато-белые, слабо и рассеянноопушенные на спинке, флаг широкообратноланцетный, прочие лепестки продолговато-линейные; боб неизвестен.

Specimina examinata: Венесуэла (Venezuela): 94 km south of El Dorado, low wet woods, 250 m, 27VII 1960, n° 86 706, Steyermark (NY); Alto Rio Cuyuni, Rio Uiri-yuk, at El Foco, 30 VIII 1962, n° 53 510, B. & C. Maguire, Steyermark (NY). Гайана (Guyana): Upper Mazaruni River Basin, Kamarang River, Akapai, fluvial forest, 470 m, 12 X 1960, n° 45 630, S. & C. Tillett (NY).

7. *A. canaracunensis* Pittier, 1942, Bol Soc. Venez. Ci. Nat. 7, 51 : 309.

Небольшое дерево до 10 м выс. или крупный кустарник; ось листа до 40 см дл.; листочки перепончатые в числе 11—15, на черешочках 1—1.5 см дл., сверху неясно опушенные, снизу оттопыренно мохнатоопушенные, продолговатые, продолговато-эллиптические, реже эллиптические или узкообратнояйцевидные, при основании округло-треугольные или округлые, на верхушке длинно тонкооттянутые, 9—19 см дл., 3—7.4 см шир. (чаще 16 × 4.5); соцветия верхушечные или супротивные листу; цветоносы 0.2—0.5 см дл.; прицветники ланцетные 1—1.5 см дл., часто сохраняющиеся; цветочные почки узкоэллиптические, 2—3 см дл.; цветок до 8 см дл., чашечка колокольчатая, около 2.2—3 см дл., часто на $^1/_4$ —$^1/_5$ длины с одной или двух сторон надрезанная; ножка пестика голая (?), короче завязи; стилодий в 2—3 раза ее длиннее; лепестки бледно-желтые или зеленоватые, на спинке редко рассеянноопушенные или почти голые, флаг обратноланцетный, прочие лепестки узкообратноланцетные; боб продолговатый, до 20 см дл. и около 4 см шир., ржаво-бархатистоопушенный; семена продолговатые, 2.5—3 см дл., около 1.3 см ширины и толщины.

Typus: Venezuela, Guiayanam selv. del valle del Canaracuni, Cabeceras del rio Caura, XII 1941, n° 420, Cardona (VEN?, isotypus — UC).

Specimina examinata: Бразилия (Brazil): Terr. Roraima, Serra Tepequem, 1200 m, 17 II 1967, n° 4441, Prance, Forero et al. (F, NY);

ib., vic. of Maitá Indian village, 3°20′ N, 63°24′ W, forest on terra firme, 15 II 1971, n° 10 534, Prance, Steward et al. (NY); ib., Rio Uraricoeira, 3°33′ N, 63°11′ W, 28 II 1971, n° 10 752, id. (NY); ib., 3 III 1971, n° 10 841, id. (NY); ib., Mucujai airstrip, 14 III 1971, n° 10 986, id. (NY). Венесуэла (Venezuela): Est. Bolivar, selvas del valle del Canaracuni, Cabeceras del rio Caura, XII 1941, n° 420, Cardona (CAL); Rio Tirica, slopes of Chimantá-tepui (Torono-tepui), 16 III 1953, n° 75 425, Steyermark (F, NY, U, S); Rios Icabaru, Hacha, 450—850 mts. s. n. m., 1956, n° 2653, Bernardi (US, NY); ib., 1956, n° 2730, id. (US, NY).

8. **A. surinamensis** Yakovl., sp. nov. — arbor ad 12 m.; axis folii ad 40 cm lg.; foliola in numero 7, supra et subtus subnuda vel leviter appresse pubescentia, subrotunda seu elliptica, basi rotundata vel leviter truncata, apice attenuata, 17—31 cm lg., 13—16 cm lt.; petioluli foliolorum 1—2.3 cm lg.; flores ignota; legumen ad 30 cm lg., oblongum, subtorulosum; semen 2.5 cm lg., 2.3 cm lt., 0.8 cm crass.

Typus: Suriname, Zuid Rivier, 3°20′N, 56°49′W—3°10′N, 56°29′W, 2 km above Confluence with Lucie River, 7 III 1963, n° 54017, Maguire, Schulz, Soderstrom, Holmgren (NY).

Дерево 12 м выс.; ось листа до 40 см дл., листочки в числе 7 на черешочках 1—1.3 см дл., сверху и снизу почти голые или слабо прижатоопушенные, почти округлые или эллиптические, при основании округлые или слегка выемчатые, на верхушке резко оттянутые, 17—31 см дл., 13—16 см шир.; черешочки 1—2.3 см дл.; цветки неизвестны; боб до 30 см дл., продолговатый, бугристый; семена 2.5 см дл., 2.3 шир., 0.8 толщ.

Известен только типовой образец.

9. *A. bauhiniiflora* Ducke, 1932, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), ser. 2, 4 : 732; id., 1933, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 6 : 29 «bauhiniaeflora».

Небольшое дерево 6—8 м выс.; ось листа 25—50 (до 60?) см дл.; листочки в числе (7)9—10(3), почти кожистые, на черешочках около 1 см дл., сверху голые, снизу от почти голых до густо бархатистоопушенных, продолговатые; продолговато-узкояйцевидные, эллиптические или широколанцетные, при основании округлые, реже округло-клиновидные, на верхушке тонко оттянутые, 7—20 см дл., 3.5—7.5 см шир.; соцветия верхушечные; цветоножки 1.5—4 см дл. (после отцветания слегка удлиняющиеся); прицветники ланцетные, обычно сохраняющиеся, 1.1—1.7 см дл., иногда на верхушке перистые; цветочные почки продолговатые, 2—3 см дл., бархатистоопушенные коричневыми волосками или реже оттопыренноопушенные бурыми длинными волосками; цветки 5.5—8 см дл.; чашечка колокольчатая, до 3 см дл., на $^1/_4$—$^1/_3$ длины с одной или двух сторон надрезанная; ножка пестика в конце цветения равна или несколько длиннее завязи, стилодий ей равен; лепестки желто-коричневые или беловато-желтые, более или менее волосистые или мохнатые снаружи, позднее на ноготках и по краю оголяющиеся; флаг продолговато-узкообратноланцетный; внутренние лепестки продолговато-линейные; молодой боб бархатистоопушенный коричневыми волосками, на длинной ножке.

Typus: Brazil, Amazonas, Rio Negro, super Santa Isabel, circa cataractam Tapuruquara, 14 XI 1929, n° 5308, Ducke (MG, isotypus — P).

Specimina examinata: Бразилия (Brazil): Amazonas, Santa Izabel, Rio Negro, 8 X 1935, n° 46, Ducke (NY, MG, F, MO); Rio Cauaburi, in woonland vic. base of Cachoeira Caranguejo, 4 XI 1965, n° 60 070, B. a. C. Maguire, Steyermark (NY, F); Basin of Rio Negro, Rio Unei-uxi, Campina do Dodono, on white sand, 26 X 1971, n° 15 600, Prance, Maas et al. (NY); ib., Tapuruquara, 19 X 1971, n° 15 719, id. (NY).

Химико-фармацевтический институт,
Ленинград.

Получено 19 III 1976.

УДК 582 : 582.34

Л. И. Савич-Любицкая

ЗАМЕТКА О РОДЕ *SAVICZIA* A. ABR. ET I. ABR. *(BRYOPHYTA)*

L. I. SAVICZ-LJUBITZKAJA. NOTES ON THE GENUS *SAVICZIA* A. ABR. ET I. ABR. (*BRYOPHYTA*)

А. Л. Абрамова и И. И. Абрамов (1966) описали новый род *Saviczia* A. Abr. et I. Abr. с единственным видом *S. obtusissima* (Broth.) A. Abr. et I. Abr. Этот новый род был ими основан на виде из рода *Plagiothecium* B. S. G. — *P. obtusissimum* Broth., описанном Бротерусом (Brotherus, 1919/1921) из Японии (о. Хоккайдо).

При описании нового рода Абрамовы располагали довольно многочисленными образцами *Plagiothecium obtusissimum* (первоначальное определение) со спорогонами, собранными Д. П. Воробьевым в 1946 г. на о. Уруп (Курильские о-ва).

Изучая курильские образцы *P. obtusissimum*, Абрамовы пришли к мнению о необходимости пересмотра принадлежности этого вида к роду *Plagiothecium* и вообще к семейству *Plagiotheciaceae*. На это их натолкнуло то обстоятельство, что Бротерус единственно близким к *P. obtusissimum* видом считал *P. laevigatum* Schimp. из Японии. Позднее Бротерус (1925) отнес *P. laevigatum* к другой группе видов, оставив *P. obtusissimum* в роде *Plagiothecium* и не сближая его с каким-либо видом.

Позже Ивацуки (Iwatsuki, 1963) исключил *P. laevigatum* из рода *Plagiothecium* как ошибочно описанный Шимпером и отнес его к синонимам вида *Entodon compressus* C. Muell. (сем. *Entodontaceae*).

На основе всех этих данных Абрамовы (Абрамова, Абрамов, 1966 : 297) сделали несколько неожиданный вывод: «Таким образом, исчезло по-существу единственное звено, связывающее *Plagiothecium obtusissimum* с родом *Plagiothecium*». В соответствии с этим выводом они предприняли довольно большую работу, изучая и сравнивая между собой *P. obtusissimum* и виды родов, относящихся к семействам *Entodontaceae* и *Sematophyllaceae*, близких к сем. *Plagiotheciaceae*. В результате этих исследований Абрамовы вынуждены были оставить *P. obtusissimum* в сем. *Plagiotheciaceae*.

Столь же тщательное изучение и сравнение *P. obtusissimum* с видами рода *Plagiothecium*, а также близкими к последнему родами сем. *Plagiotheciaceae* авторы, по-видимому, не проделали. Во всяком случае в статье об этом не упоминается.

Устанавливая новый род *Saviczia*, Абрамовы считали, что следует принимать во внимание в основном анатомо-морфологические признаки листьев. По этим признакам, как отмечают авторы, изучаемый вид «резко отличается от всех остальных видов рода *Plagiothecium* и от близких к нему родов» (Абрамова, Абрамов, 1966 : 298). Однако они не уточняют, какие виды и роды имеются в виду. В качестве родовых Абрамовы выделяют следующие признаки: листья симметричные или почти симметричные, нисбегающие по стеблю, клетки пластинки листа чрезвычайно узколинейные, в закругленной верхушке листа очень короткие и рыхло расположенные; клетки в углах основания листа крупные, вздутые, бесцветные, тонкостенные. Упоминается, что выявлен «ряд отличительных признаков в строении стебля» (Абрамова, Абрамов, 1966 : 298), но ни один из них при описании рода не назван. Авторы приходят к выводу, что *P. obtusissimum* следует выделить в самостоятельный род внутри сем. *Plagiotheciaceae*.

В латинском и русском диагнозах рода *Saviczia* даны признаки вегетативных частей *P. obtusissimum*, причем признаки строения стебля указаны только в описании этого вида. Отсутствуют обычно приводимые в примечании к роду указания на отличия его от близких родов.

На курильских образцах *P. obtusissimum* впервые у этого вида Абрамовы обнаружили выводковые тела. К сожалению, выводковые тела найдены не на листьях, а уже опавшими, поэтому место, где они образуются, им выяснить не удалось. У японских же образцов выводковые тела не были обнаружены.

Позже В. Я. Ардеева (1969) в своих сборах 1966 г. с южного Сахалина (Корсаковский и Невельский районы, мыс Крильон) нашла *Saviczia obtusissima* с неопавшими выводковыми телами. Они находились не на верхушке листа, как предполагали Абрамовы, а в его нижней части, на основании короткой вильчатой жилки, со спинной ее стороны, а иногда и на листовой поверхности стебля. Ардеева впервые установила, что у *S. obtusissima* возникновение выводковых тел на сложных, повторно разветвленных подставках происходит из инициальных клеток спинной поверхности основания короткой жилки, где они встречаются в большем или меньшем количестве, нередко образуя густо расположенные подушечки. Она сравнивает этот тип выводковых тел на сложных подставках с подобным же типом выводковых тел на менее сложных подставках у *Plagiothecium subdenticulatum* Correns, который описан Корренсом (Correns, 1899). Ссылаясь на работу Подперы (Podpěra, 1954), Ардеева отмечает, что *P. subdenticulatum* был включен в качестве синонима в *P. ruthei* Limpr. f. *propaguliferum* (Warnst.) Jedl. Как известно, Иедличка (Jedlička, 1954 : 201) при ревизии европейских видов рода *Plagiothecium* привел *P. subdenticulatum* в числе других синонимов *P. ruthei* f. *propaguliferum*.

У *P. ruthei* f. *propaguliferum* (*P. subdenticulatum*) и у *Saviczia obtusissima* можно отметить одинаковое место возникновения выводковых тел — на основании жилки с ее спинной стороны, сходный в общем тип выводковых тел на более или менее сложных подставках, сходные между собой выводковые тела — цилиндрические, закругленные на верхнем конце, 3—5-клеточные.

Все это дополнительные доказательства того, что *Saviczia* не является самостоятельным родом и должен быть оставлен в роде *Plagiothecium* как *P. obtusissimum*.

Так и поступил Ивацуки (1970) в недавно опубликованной им ревизии рода *Plagiothecium* в пределах Японии и соседних районов. Он установил, что *P. obtusissimum* очень близок японскому виду *P. euryphyllum* (Card. et Thér.) Iwats. (=*Isopterygium euryphyllum* Card. et Thér.). *P. obtusissimum* отличается от *P. euryphyllum* меньшей величиной листьев и их закругленной верхушкой, а также, можно добавить, иным местом возникновения выводковых тел — на спинной стороне основания жилки (у *P. euryphyllum* — в пазухе листа) и развитием их на сложных подставках.

Касаясь нового рода *Saviczia*, Ивацуки отмечает, что, учитывая тесное родство этого рода и *P. euryphyllum*, он рассматривает *Saviczia obtusissima* в качестве вида рода *Plagiothecium*, т. е. как *P. obtusissimum*. Однако в примечании к описанию *P. obtusissimum* Ивацуки указывает, что по некоторым признакам (менее развитое колечко и отсутствие ресничек) этот вид стоит как бы «на крайнем пределе» рода *Plagiothecium*. Поэтому он присоединяет к четырем секциям рода *Plagiothecium*, установленным Иедличкой (1948), еще одну секцию — sect. *Saviczia* (A. Abr. et I. Abr.) Iwats., stat. nov. Syn.: *Saviczia obtusissima* A. Abr. et I. Abr. Novitatis systematicae Plantarum non vascularum, 1966 : 299. Эта секция занимает третье место — между секциями *Lycambium* Jedl. и *Leptophyllum* Jedl.

При просмотре описания *P. obtusissimum* наше внимание привлекло расхождение признаков в характеристике спорогона у Бротеруса (колечко отворачивающееся, реснички внутреннего перистома хорошо развиты) и у Ивацуки (колечко менее развито, реснички отсутствуют). На наш запрос о причинах такого расхождения д-р З. Ивацуки любезно ответил, что в 1970 г. у него был только образец изотипа из сборов Окамура с уже открытыми, старыми коробочками. Позднее, в 1972 г., он получил тип вида и некоторые другие образцы со зрелыми, хорошо сохранившимися коробочками, исследуя которые смог установить, что колечко и реснички у этого вида хорошо развиты. Соответствующие исправления он внес в свою статью о мхах о. Хоккайдо (Iwatsuki, 1974). Кроме того, Ивацуки сообщил, что вначале он хотел перенести *P. obtusissimum* в секцию *Lycambium*, поместив его рядом с *P. euryphyllum*, учитывая место возникновения выводковых тел (помещающихся на сложных подставках), решил сохранить свою секцию *Saviczia*, оставив ее там же, где она находилась ранее.

Итак, согласно данным Ивацуки (тесное родство *P. obtussisimum* с *P. euryphyllum*) и новым (сходный тип выводковых тел у *P. obtusissimum* и *P. ruthei*), выделять *P. obtusissimum* как самостоятельный род нет оснований.

В заключение добавлю, что *P. obtusissimum*, кроме Японии (о. Хоккайдо), Южного Сахалина и о. Уруп (Курильские о-ва), обнаружен также и на о. Кунашир (Курильские о-ва). Здесь он собран Л. И. Малышевым в 1964 г.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., И. И. Абрамов. (1966). Новый род мхов семейства *Plagiotheciaceae*. Нов. сист. низш. раст. — Ардеева В. Я. (1969). О *Saviczia obtusissima* (Broth.) A. Abr. et I. Abr. с Южного Сахалина. Нов. сист. низш. раст. — Brotherus V. F. (1919/1921). Musci novi japonici. Oefv. Finsk. Vet. Soc. Verhandl. LXVI, Avd. A, 9. — Brotherus V. F. (1925). *Bryales*: in Engler A. u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 11, 2. — Correns C. (1899). Vermehrung Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. — Iwatsuki Z. (1963). Bryological miscellanies. XII—XIII. J. Hattori Bot. Labor., 26. — Iwatsuki Z. (1970). A revision of *Plagiothecium* and its related genera from Japan and adjacent areas. J. Hattori Bot. Labor., 33. — Iwatsuki Z. (1974). Notes on the moss flora of Hokkaido. J. Hattori Bot. Labor., 38. — Jedlička J. (1948). Monographia speciarum europaeorum gen. *Plagiothecium* s. s. Spis. prirodoved. fac. Masarykov. Univ., 300. Brno. — Jedlička J. (1954). II. Prespevek k monografii rode *Plagiothecium* Bryol. eur. s. str. Spis. prirodoved. fac. Masarykov. Univ., 5—6. Brno. — Podpěra J. (1954). Conspectus muscorum europaeorum.

г. Пушкин.

Получено 3 X 1975.

УДК 582.671.12 (282.254. 41)

А. Г. Шехов

ЛОТОСУ КУБАНИ — БОЛЕЕ ЧЕТВЕРТИ ВЕКА

A. G. SHEKHOV. MORE THAN TWENTY FIVE YEARS OF KUBAN LOTUS

Лотос орехоносный (индийский, каспийская роза) — редкое водное травянистое растение. Описываются история возникновения зарослей лотоса Кубани, их состояние, условия развития и местонахождение.

Кубанские лиманы — это водоемы, располагающиеся по восточному побережью Азовского моря, в основном в дельте р. Кубани. Они занимают около 200 000 га, из них на плёсы приходится 9000 га. Более четверти века тому назад эти лиманы стали новым районом местообитания в СССР очень красивого растения, выходца из тропиков лотоса орехоносного *Nelumbium nuciferum* Gaertn.[1]

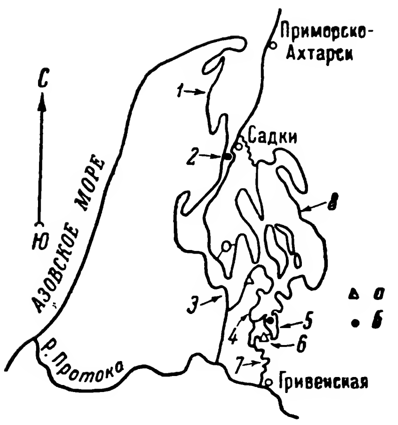
Первые посадки лотоса в Кубанских лиманах сделал С. К. Троицкий в 1949—1950 гг. (Троицкий, 1953, 1955). Через 2—3 года образовались

---

[1] Название лотоса приводится по «Флоре СССР» (т. VII, 1937), названия остальных растений — по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1954).

Рис. 1. Местонахождение зарослей лотоса в Ахтарско-Гривенских лиманах.

Водоемы: *1* — Ахтарский залив, *2* — Садковское гирло, *3* — лиман Дончиков, *4* — лиман Замарайков, *5* — лиман Средний, *6* — протока в лиман Средний, *7* — ерик Васильчиков (Паровой), *8* — лиман Карпиевский (Кирпильский).
а ▲ — лотос посадки 1950 года, *б* — 1960 года.



большие заросли. Одна из них располагалась в протоке (гирле), соединявшей Васильчиков (Паровой) ерик с лиманом Средним, а другая — в конце протоки, выходившей из лимана Круглого при впадении в лиман Дончиков, т. е. она возникла уже на восточном берегу лимана Дончикова. Но уже через 10 лет в результате изменившихся условий заросли лотоса были окружены высокой аборигенной растительностью, начали угнетаться и пропадать. Казалось, что лотос обречен на вымирание (Шехов, 1962).

В 1972—1974 гг., через 12—14 лет после первого нашего обследования лотоса, посаженного Троицким, мы попытались отыскать заросли этого растения в протоках около лиманов Дончикова и Среднего. Но прибрежные травостои в районе нахождения лотоса сильно и густо разрослись, заполнили все свободные пространства, изменили общую картину и очертания берегов, поэтому, несмотря на наши неоднократные попытки, нам так и не удалось его найти. Ничего мы не узнали и от местных жителей — рыбаков и работающих там егерей. Так, вероятно, безвозвратно исчезли первые созданные Троицким и хорошо развившиеся насаждения лотоса в естественных условиях Кубанских лиманов.

Решающую роль в исчезновении первых насаждений лотоса сыграло изменение экологических условий в местах их произрастания. Оба насаждения располагались в чистых незаросших протоках. Через несколько лет после посадки лотоса эти протоки сильно обмелели, возникли мелководные участки с застойной водой, более благоприятные для роста местных высоких болотных растений — тростника и рогоза. Последние окружили массивы лотоса, затем расчленили их на небольшие островки и постепенно заглушили, образовав на их месте плавневые заросли.

Встреча с лотосом произвела сильное впечатление. Он покорил нас своей необычностью, красотой и величием. В 1960 г. вместе с уроженцем поселка Садки В. Ф. Бакаем, прекрасно знающим все лиманы, плёсы и плавни, мы стали расселять лотос. Для посадки использовали местные плоды (орехи) и корневища. Лотос сажали во многих Ахтарско-Гривенских лиманах (Рясном, Пригиевском, Карпиевском и др.), и в каждом из них — в нескольких местах. В водоемах мы подыскивали оптимальные условия, которые обнаружили в существующих зарослях лотоса: глубины 50—100 см, грунты — рыхлый темный ил толщиной 30—100 см, слабое течение, чистые места или с редкими зарослями ежеголовника, рогоза. Лотос был посажен более чем в 50 местах. Но от наших посадок лишь в двух водоемах образовались заросли лотоса: в лимане Среднем и в Садковском гирле (рис. 1).

Позже я сажал орехи лотоса в Ахтанизовских, Куликовских и Черноерковско-Сладковских лиманах. Во многих местах в конце мая появлялись молодые плавающие листочки. Но большинство растений лотоса еще в начале осени исчезало по разным причинам. Молодые части побегов, орехи, корневища охотно поедают водоплавающие птицы, личинки насекомых, ондатры, кабаны и другие животные. Часть посадок попала под рыбачьи невода. Большое значение для выращивания лотоса, как отмечает Троицкий (1955), имеют грунты и качество воды. В «плавневой» воде, насыщенной гуминовыми кислотами, лотос совсем не развивается.

Ниже мы приводим описание условий местообитаний гидрофитов и образуемых ими ценозов в лимане Среднем (рис. 1, 2). Этот лиман располагается в южной части Ахтарско-Гривенской системы Кубанских лиманов. Он вытянут в северо-западном направлении. Все берега окаймлены плавнями с рогозо-тростниковыми ценозами. Лишь на севере широким плёсом он соединяется с лиманом Замарайковым. В последний впадает Васильчиков (Паровой) ерик, несущий кубанскую воду из р. Протоки.

Длина лимана Среднего более трех километров, ширина 500—1500 м, площадь 315 га, глубины 90—160 см. Это сильно заросший водоем. По рыбохозяйственной классификации Троицкого и Харина (1960), этот лиман относится к тупиковым сильнозаросшим, а по нашей (Шехов, 1971), — к харово-роголистниковым с переходом к телорезово-кувшинковым и рогозо-тростниковым (рис. 2).

Основной плёс в северной половине лимана занимают заросли харовых водорослей. Примерно посередине лимана плёс суживается до 500 м, и здесь образовались большие (до 200 м в поперечнике) куртины тростника *Phragmites communis* Trin., рогоза *Typha angustifolia* L., ежеголовника *Sparganium ramosum* Huds. Южнее их располагаются сообщества *Potamogeton pectinatus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Nymphaea alba* L., *Nuphar luteum* (L.) Sm., *Stratiotes aloides* L. Самая южная часть заполнена сплавинами из тростника и рогоза. Начиная от границы с лиманом Замарайковым, вдоль западного берега полосой 200—500 м на расстоянии более 2 км тянутся сообщества кувшинки и кубышки.

Лотос в лимане Среднем развился из посаженных нами осенью 1960 г. более 50 штук надпиленных орехов и около 10 верхушечных отрезков корневищ, называемых корнеплодами-черешками (Чугунова-Сахарова, 1924). Последние были взяты из лотосовых зарослей лимана Дончикова. Орехи мы погружали в мягкий ил на расстоянии 1—2 м друг от друга, а корневища — на расстоянии до 10 м и закрепляли их кольями.

Массив лотоса в лимане Среднем располагается на чистом плёсе в северной его части, на выходе к лиману Замарайкову. Он представляет собой сплошное округлое однородное поле из изумрудных листьев в виде огромных чаш с жемчужно-серебристым нежным матовым блеском. Среди них пламенели красно-розово-желтые крупные цветки с пряным, очень приятным ароматом. Большинство листьев, цветки, бутоны на стройных шиповатых черешках подымаются над поверхностью воды на высоту около метра. Среди надводных листьев — часть плавающие. Кроме того, они окаймляют массив лотоса по внешнему краю в виде неширокой (1—5 м) полосы. Среди них изредка поднимаются генеративные побеги с бутонами или цветками. Заросли лотоса сплошные, густые. На 1 м^2 находятся от 12 до 23 листьев, расположенных в 3—4 яруса, и от 3 до 9 генеративных побегов.

На поверхности воды между особями лотоса произрастают в изобилии такие плавающие растения, как *Salvinia natans* (L.) All., *Lemna trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Aldrovanda vesiculosa* L. Придонный ярус в виде густых зарослей занимают сообщества *Ceratophyllum demersum* L., харовых водорослей *Chara intermedia* A. Br., *Nitelopsis obtusa* J. Groves. Протяженность зарослей лотоса с севера на юг составляет 180, с востока на запад — 210 м. Площадь лотоса в 1974 г. равнялась 3.5 га. Это самый большой массив лотоса в Кубанских лиманах.

С севера заросли лотоса ограничивают куртины тростника, рогоза, ежеголовника, редкие заросли камыша *Schoenoplectus litoralis* Schrad.; эти растения образуют полосу, отделяющую лиман Средний от лимана Замарайкова. В этой полосе надводной растительности шириной 10—50 м среди куртин и в редких травостоях располагаются очень густые заросли водяного ореха *Trapa natans* L. На 1 м^2 насчитывается 30—37 розеток листьев диаметром до 30 см (в каждой розетке по 16—25 листьев). Розетки плотно налегают друг на друга и частично выпирают из воды, под их пологом в толще воды находятся сплошные заросли харовых водорослей. Чистый

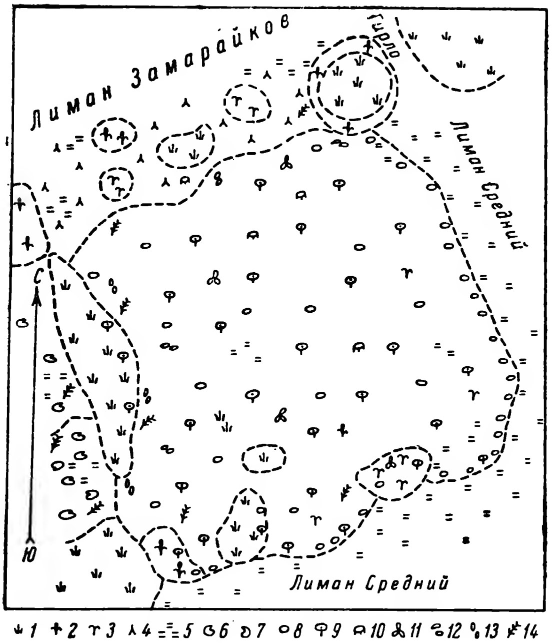


Рис. 2. Лиман Средний. Схема расположения зарослей лотоса и окружающей растительности.

1 — *Phragmites communis*, 2 — *Typha angustifolia*, 3 — *Sparganium ramosum*, 4 — *Trapa natans*, 5 — *Nitelopsis obtusa*, 6 — *Nymphaea alba*, 7 — *Nuphar luteum*; листья лотоса: 8 — плавающие, 9 — надводные, 10 — *Salvinia natans*, 11 — *Lemna trisulca*, 12 — *Spirodela polyrrhiza*, 13 — *Aldrovanda vesiculosa*, 14 — *Ceratophyllum demersum*.

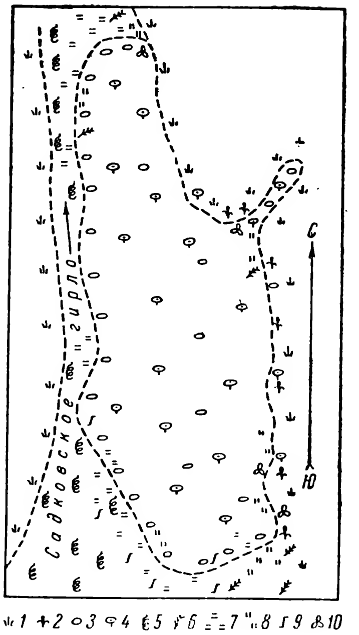


Рис. 3. Схема расположения зарослей лотоса в Садковском гирле.

1 — *Phragmites communis*, 2 — *Typha angustifolia*; листья лотоса: 3 — плавающие, 4 — надводные; 5 — *Vallisneria spiralis*, 6 — *Ceratophyllum demersum*, 7 — *Chara intermedia*, 8 — *Ulotrix zonata*, *Spirogyra* sp., 9 — *Potamogeton pectinatus*, 10 — *Lemna trisulca*.

плёс, соединяющий эти лиманы, имеет ширину около 30 м, он расположен вдоль восточного берега лимана Среднего.

По западным окраинам произрастающего лотоса простираются различной величины заросли тростника и рогоза. Между ними размещаются небольшие участки кувшинки и кубышки, которые далее на запад заполняют все пространство вплоть до прибрежных рогозо-тростниковых зарослей и превращаются в доминирующие здесь сообщества. Восточный и большая часть южного участка массива лотоса открытые. Здесь в толще воды к лотосу подступают заросли харовых водорослей, а в юго-западной стороне — еще и редкие заросли ежеголовника (рис. 2).

Садковский лотос находится в 1 км от охотничьего хозяйства поселка Садки. Последний расположен в 12 км западнее г. Приморско-Ахтарска. Лотос растет в одном из ответвлений Садковского гирла — основного гирла, по которому вода Ахтарско-Гривенских лиманов вливается в Ахтарский залив Азовского моря. Гирло имеет длину 7 км, ширину 20—100 м, глубину 70—140 см. Здесь весной 1960 г. на правом берегу в расширении гирла нами было высажено около 100 проросших орехов лотоса. Их посадили параллельно кромке рогозо-ежеголовниковых редких зарослей в условиях слабого течения. Рассада погружалась в мягкий темный ил на глубину 5—10 см под слоем воды 30—60 см. К 1974 г. заросли лотоса хорошо развились, образовав полосу шириной 20—55, длиной 140 м и площадью 5000 м^2.

С юга к массиву лотоса по гирлу поступает вода. Обойдя заросли лотоса слева, по их западной части, она проходит узкой полосой (5—10 м) между ними и тростниковыми крепями — сплошными многолетними травостоями. С востока и севера особи лотоса внедряются в плавневые заросли тростника и рогоза. Здесь образуется контактная полоса (шириной 3—5, а в одном месте — до 50 м) смешанных лотосо-тростниковых зарослей.

Со стороны чистого плёса (с юга, запада и севера) подходят к лотосу и внедряются в его заросли харовые водоросли *Chara intermedia* A. Br., *Ch. fragilis* Desv., нитчатые зеленые водоросли *Ulotrix zonata* Kütz., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp., *Mougeotia* sp., валлиснерия *Vallisneria spiralis* L., роголистник *Ceratophyllum demersum* L., рдесты *Potamogeton pectinatus* L., *P. crispus* L., здесь же обитают *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna trisulca* L., *L. minor* L., *Salvinia natans* (L.) All. и др. (рис. 3).

Массивы лотоса в Садковском гирле и в лимане Среднем взяты под охрану егерями Садковского охотничьего хозяйства, возглавляемого директором М. А. Андросовым. Строго запрещается рвать цветки и листья лотоса, ездить по его зарослям. Работники этого хозяйства на моторных судах вывозят туристов и всех желающих увидеть лотос. За последние 5 лет массив Садковского лотоса посетило более 25 000 туристов только из Приморско-Ахтарской турбазы «Лотос». Заросли лотоса в лимане Среднем по площади больше садковских в несколько раз. Они находятся вдали от населенных пунктов: ближайшая станица Гривенская расположена от них в 20 км, а г. Приморско-Ахтарск — в 50 км, поэтому их посещает меньше людей.

Коллектив охотничьего хозяйства вот уже 15 лет не только зорко охраняет созданные массивы лотоса, но и улучшает условия их существования. Так, они окашивают камышекосилками подступающие к лотосу травостои надводных растений, а в начале апреля 1974 г., по нашему примеру и совету, они вручную выдернули побеги с корневищами тростника, рогоза и ежеголовника со всей площади, занятой садковским лотосом. После этого еще обильнее заполыхали огненные цветы, издавая пряный аромат, еще выше и больше стали подниматься из воды вазообразные огромные листья, переливаясь изумрудно-жемчужным блеском.

Так лиманы Кубани стали новым районом обитания на земном шаре лотоса орехоносного. Водоемы дельты р. Кубани стали четвертым местонахождением лотоса в Советском Союзе (наряду с бассейнами Амура, Куры и дельты Волги), где фитоценозы лотоса существуют очень давно.

ЛИТЕРАТУРА

Троицкий С. К. (1953). Лотос в кубанских лиманах. Природа, 9. — Троицкий С. К. (1955). Опыт вселения лотоса в кубанские лиманы. Бот. ж., 40,5. — Троицкий С. К., Н. Н. Харин. (1960). Биологическая и рыбохозяйственная классификация кубанских лиманов. Тр. Азовск. н.-и. инст. рыбн. хоз., 4. — Чугунова-Сахарова Н. Л. (1924). Некоторые результаты исследования лотоса (*Nelumbo nucifera*) в Каспийско-Волжском районе. Русск. гидробиол. ж., III, 8—10. — Шехов А. Г. (1962). Лотос в дельте реки Кубани. Бот. ж., 47, 6. — Шехов А. Г. (1971). Фитоценотическая классификация кубанских лиманов. В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюлл., 10.

Азовский
научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства,
г. Ростов-на-Дону.

Получено 5 V 1975.

ОБЗОРЫ

УДК (048)576.1:581.9(571.651)

Ю. П. Кожевников

КРИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ДАННЫХ, КАСАЮЩИХСЯ ПРОБЛЕМЫ ФЛОРОГЕНЕЗА ЧУКОТКИ

YU. P. KOZHEVNIKOV. A CRITICAL REVIEW OF THE DATA CONCERNING THE HISTORY OF THE CHUKOTSK FLORA

В настоящее время накоплен значительный материал по флоре Чукотки, позволяющий использовать его для флорогенетических построений. Однако сами по себе флористические данные, без логической привязки их к палеогеографическим представлениям, недостаточны для построения флорогенетической концепции. Палеогеографические концепции являются, таким образом, фоном для флорогенетических представлений, хотя последние могут в ряде случаев быть основаны на гипотезах, не подтвержденных геологами. Ярким примером сказанного является гипотеза существования моста суши, связывавшего Скандинавию, Гренландию и п-ов Лабрадор. Эта гипотеза выдвигается в основном на фитогеографическом материале, но не имеет геологического обоснования по крайней мере для позднего плейстоцена.

По Чукотке в настоящее время имеется очень обширный палеогеографический материал. Однако некоторые представления различных авторитетных исследователей не увязываются между собой. Многие предположения остаются в высшей степени дискуссионными. Физико-географическая обстановка в некоторые геологические периоды пока неясна из-за недостатка данных. Следует упомянуть и то, что любые обычные палеоэкологические методики и предпосылки имеют некоторые ограничения при использовании их выводов и в каждом случае по возможности должны учитываться местные условия. Так, спорово-пыльцевой анализ может дать обескураживающие результаты; известно, что современные спорово-пыльцевые спектры не всегда отражают современную растительность (Нейштадт, Тюлина, 1936; Диви, 1969; Шер, 1971); так могло быть и в прошлом.

На основе исследований ископаемых раковин делаются важные палеогеографические выводы, но еще В. Кобельт (1903) — специалист по моллюскам — писал, что совершенно идентичными раковинами могут обладать моллюски разных филетических ветвей. Поскольку палеогеограф имеет дело только с раковинами, его выводы могут оказаться ошибочными.

А. В. Шер (1971) использует данные Б. А. Юрцева (1968) о различных вариантах современной степной растительности на азиатском северо-востоке для характеристики кормовой базы крупных плейстоценовых млекопитающих в Берингии. Однако на чукотских «степных» участках растительность обычно так разрежена, что на ней не прокормится и заяц. С другой стороны, мускусные быки в наше время водятся на Земле Пири, где нет никаких аналогов степей. Поэтому для объяснения существования крупных животных в Берингии вовсе не требуется прибегать к концепции тундро-степей.

На последней концепции особенно настаивает Колинво (Colinvaux, 1967; Колинво, 1973) на основании спорово-пыльцевых спектров. Но многие спектры получены им для озерных отложений и, следовательно, отражают прежде всего растительность приозерных склонов. На Чукотке на приозерных склонах часто можно видеть норы сусликов, густо заросшие полынью, пыльца которой, разумеется, сыплется в озеро. Обычно это — *Artemisia tilesii*, т. е. вид, не имеющий ничего общего с остепненной растительностью. Поскольку ископаемая пыльца *Artemisia* не идентифицируется до вида, ее обилие в спектре вовсе не означает непременного существования степного участка там, откуда она осадилась.

Основным в палеогеографических исследованиях является принцип актуализма (униформизма), который представляет собой не что иное, как перенесение в плейстоцен тех связей биокомплексов со средой, которые имеются в современных условиях (Диви, 1969). Очевидно, что современные связи арктических биокомплексов и среды обитания не всегда ясны, поэтому принцип актуализма не должен использоваться механически. Этот метод приложим к объяснению явлений прошлого в общем, но не приложим к объяснению частностей. Например, когда Б. А. Юрцев (1974б) пишет, что *Artemisia senjavinensis* мигрировала на Чукотку с Аляски через узкий перешеек, включающий о. св. Лаврентия, он опирается на то, что эта полынь найдена на известняках юго-восточной части Чукотского полуострова и неизвестна на северных известняках. Это и есть упрощение принципа актуализма, так как, используя его при анализе миграционных путей, нужно, конечно, учитывать, что в иной обстановке ареалы растений были не такими, как теперь. Поэтому мнение Хультена (Hultén, 1937) о том, что *A. senjavinensis* сформировалась как вид в северной Берингии в период максимального оледенения, нам кажется более верным, чем точка зрения Юрцева. К тому же И. М. Крашенинников (1958) показывал местонахождения этой полыни и на северных известняках востока Чукотского полуострова.

Принцип актуализма дополняется принципом сходимости доказательств (Фэйрбридж, 1970). Палеогеографическое событие считается доказанным, если о нем однозначно свидетельствуют данные разных исследователей, полученные независимо.

История развития растительного покрова Чукотки тесно связана с появлениями и погружениями Берингии, так как территории к западу от рек Амгуэмы и Канчалана имели (и имеют) преимущественно континентальный режим среды как в эпохи регрессии моря — существование Берингийского моста суши (БМС), так и в эпохи трансгрессий. Но уже переходная полоса, включающая долину нижней половины р. Амгуэмы и хр. Искатень, испытывала значительное колебание от континентальности к океаничности климата.

В неогене БМС существовал до позднего миоцена и был покрыт смешанными лесами. В миоцене Чукотка представляла собой почти пенеплен (Наймарк, 1967; Hopkins, 1967б). На севере Чукотки, вместе с прилегающим осушенным шельфом, было мелкогорье (Пуминов и др., 1972, 1973). В позднем миоцене (3—3.5 млн. лет назад) образовался Берингов пролив. Он был значительно у́же современного и существовал, по-видимому, до раннего плиоцена (Hopkins, 1967б). В плиоцене леса Берингийской суши состояли главным образом из хвойных пород с примесью мелколиственных (береза, ольха) и широколиственных (дуб, ильм) (Баранова, Бискэ, 1964; Бискэ, Баранова, 1973; Петров, 1965; Хопкинс, 1965; Hopkins, 1967б). Хопкинс придерживается мнения, что на самом мосту существовала болотная кустарничковая растительность (muskeg) с отдельными лесками березы, ольхи и ивы. По Вольфу и Леопольд (Wolf, Leopold, 1967), Берингия плиоценового времени была покрыта тундрой с отдельными рощами *Picea* и *Pinus*. Северный океан еще не был ледовитым; климат характеризовался чертами умеренности (Воскресенский, 1968; Толмачев, Юрцев, 1970). На п-ве Сьюард и близ зал. Коцебу (Аляска) произрастали леса с *Chamaecyparis*, *Picea glauca*, *P. mariana* и *Populus*, смешанные с участками тундр (Colinvaux, 1967).

Трансгрессии в плиоцене происходили в самом его начале (продолжение позднемиоценовой трансгрессии) и в самом конце, на границе с плейстоценом (Петров, 1965, 1967, 1973; Наймарк, 1967; Гасанов, 1969, 1970; Дегтяренко, 1971; Пуминов и др., 1972, 1973, и др.). Остается неясным, была ли мощная трансгрессия в позднем плиоцене на Чукотке повсеместной. Согласно другим источникам, в позднем плиоцене море отступило от границ современной суши (Бычков и др., 1970; Лазуков, 1973). По мнению Г. У. Линдберга (1970), Берингия простиралась на юг до Командоро-Алеутской гряды, включая ее.

В свете ботанико-географической интерпретации последняя точка зрения является более вероятной. Вырисовывается следующая картина.

Огромная протяженность Берингии с юга на север наряду с некоторым похолоданием климата по сравнению с миоценом обусловила отчетливую зональность. Вдоль южной окраины Берингии в плиоцене существовала темнохвойная тайга; в средней ее части, куда входила Чукотка, простирались настоящие степи с ковылями, чередующиеся с лесками; на севере была лесотундра, а по северной окраине Берингии, т. е. приблизительно в 500 км севернее о. Врангеля, происходило формирование арктического ландшафта (Сочава, 1933; Городков, 1947, 1952; Линдберг, 1970, 1973; Потапов, 1970; Кищинский, 1972, 1974; Букс, 1973; Бискэ, Баранова, 1973; Хоффман, 1973, и др.).

Согласно М. Г. Попову (1953), сибирские степи возникли на месте современной арктической Якутии в позднем неогене. Это делает еще более понятным существование степных ландшафтов в центральной Берингии, через которую степные виды мигрировали в Северную Америку. В настоящее время известно около 70 случаев тесного родства видов степей Якутии и прерий Северной Америки (Крашенинников, 1958; Юрцев, 1963, 1966а, 1968, 1972а, 1974а, б). В это же время происходили миграции бореальных элементов, в настоящее время представленных замещающими видами на Чукотке и на Аляске. На Чукотке эти виды нередко не доходят даже до Чукотского полуострова, имея предел своего распространения в бассейне Анадыря. Это в равной мере касается растений и животных, особенно птиц (Портенко, 1939, 1973; Stegman, 1963; Кищинский, 1974). Многие плиоценовые мигранты, проникшие через Берингию, обособились впоследствии до самостоятельных видов и подвидов в Азии и в Америке. На севере Берингии в плиоценовое время происходил межконтинентальный обмен аркто-альпийскими представителями биоты.

Начало четвертичного периода связано с усилением общего похолодания, которое привело к образованию ледового покрова Северного океана (паковые льды).

Согласно эоарктической концепции Толмачева (1927, 1952, 1963), тундра как зональное явление могла сложиться в начале плейстоцена вдоль северной окраины суши от Таймыра до Западной Гренландии, причем первоначальное распространение тундровых формаций приходилось в значительной степени на область, ныне погруженную в океан (шельф). В это время в районе Берингии преобладала суровая климатическая обстановка, что доказывается существованием на о. св. Георга слоев морозобойной гальки в раннечетвертичных потоках лавы (Hopkins, 1967б). Шер (1971) пишет, что в Приморской низменности в нижнем плейстоцене уже существовала вечная мерзлота и вплоть до нашего времени она не исчезала, иначе не сохранилась бы «мягкая органика» на костях ископаемых животных. Однако сведений об оледенении в это время нет (Гитерман, 1973);[1] только О. М. Петров (1965) предполагает существование локальных ледников, синхронное Пинакульской трансгрессии (!) в раннем квартере.

---

[1] Подобные данные имеются для Аляски (Карлстром, 1955) и для Колымы (Васьковский, 1955).

В это время происходили значительные тектонические подвижки, обусловившие такое строение рельефа, которое в общих чертах сохранилось на Чукотке до наших дней (Петров, 1965). Согласно Ю. П. Барановой и С. Ф. Бискэ (1964), соединение Азии и Аляски в раннем квартере имело место через о. св. Лаврентия (южный сектор Берингии). Такого же мнения придерживается Сейнсбери (Sainsbury, 1967).

Существуют взгляды, что оледенения на северо-востоке Азии происходили задолго до начала квартера (Воскресенский, 1973), а тундровые комплексы флор и фаун сложились в конце плиоцена (Городков, 1947, 1952; Успенский, 1969; Лазуков, 1973). На севере Чукотки происходила мощная трансгрессия (Вешкапская), отложения которой зафиксированы на современных высотах 700 м (Пуминов и др., 1972, 1973). Максимум этой трансгрессии, по мнению этих авторов, приходится на границу плиоцен—плейстоцен. Это, очевидно, та же самая трансгрессия, которая Петровым (1965, 1967) названа Пинакульской, а Хопкинсом (1965, Hopkins, 1967а) Эйнанутской. Согласно указанным авторам, море заливало все низменности Чукотки и подходило к горам. Эта точка зрения не соответствует представлениям А. А. Наймарка (1967), который пишет: «Для первой половины раннечетвертичного времени примечательно то, что, несмотря на широкое распространение отложений этого возраста, в том числе и вблизи современного побережья, это исключительно континентальные осадки и мы нигде не находим их морских аналогов».

Петров считает, что Тихий океан постоянно сообщался с Северным, так как и к северу и к югу от Берингова пролива в нижнеплейстоценовых отложениях обнаруживаются одни и те же моллюски, а также фораминиферы (Хорева, 1970, 1973).

Представление о холодном климате в раннем плейстоцене Петров (1965, 1967) обосновывает тем, что в спектрах преобладают споры зеленых мхов. Ш. Ш. Гасанов (1969) пишет, что спорово-пыльцевые комплексы с *Betula*, *Alnaster* и *Pinus* subgen. *haploxylon* свидетельствуют о суровом климате приледниковья и отвечают условиям арктической пустыни. Но даже единичное присутствие указанных видов, а также господство зеленых мхов не могут соответствовать не только условиям арктической пустыни, но и условиям приледниковья.

По данным А. Н. Криштофовича (1924), В. Б. Сочавы (1933), А. П. Васьковского (1955), В. Н. Васильева (1958) и других во внутренних районах Чукотки были хвойные леса. Тот факт, что в приморских районах Чукотки в нижнем квартере была тундра (по-видимому, кустарниковая), а в удаленных от побережий районах росли леса, может говорить о соотношениях климатов этих частей Чукотки, аналогичных современным, и, следовательно, о береговой линии, аналогичной современной, и об открытом Беринговом проливе. На Аляске отношения между растительностью приморских и внутренних районов также свидетельствуют об этом. Предиллинойская растительность п-ва Сьюард, по Колинво (Colinvaux, 1967), была аналогична современной. Западная оконечность его была покрыта кустарничковой тундрой со стелющейся березкой, на востоке полуострова росли ольха и ель.

По вопросу о стратиграфическом отделении плейстоцена существуют два мнения. Одни исследователи считают, что стратиграфическая граница выражена четко (Гасанов, 1969; Муратова, 1973); по мнению других, она нечеткая (Васьковский и Терехова, 1970). В последнем случае обычно выделяются нерасчлененные позднеплиоцен-раннеплейстоценовые толщи, а время их образования рассматривается как эоплейстоцен (Гитерман и др., 1968). Аналогичная ситуация сложилась в стратиграфических построениях американских палеонтологов (Шер, 1971).

Эта неопределенность, по-видимому, может привести к тому, что различную по времени растительность относят к одному периоду или при этом не выявляются региональные различия растительности одного периода. Последнему способствует стратиграфическая привязка по данным спорово-пыльцевого анализа и остаткам древесины.

Усиление похолодания в нижнем квартере не означает, что древесные породы на Чукотке исчезли. Вместе с тем остается неясным, происходило ли в это время соединение Аляски и Чукотки. Недавно на Аляске была открыта формация кейп-десит, представляющая замечательный аналог олерской свиты (Шер, 1971), относимой к нижнему плейстоцену. Остатки одних и тех же животных на Чукотке и на Аляске свидетельствуют как-будто о том, что в нижнем плейстоцене существовал БМС и по нему происходил межконтинентальный обмен животными. Так как это были холодостойкие животные (мамонт, северный олень, лемминг и др.), делается вывод о достаточно суровом климате. По другим данным, в раннем плейстоцене через Берингию мигрировали животные лесных и открытых пространств (Repenning, 1967). Таким образом, надо допустить, что БМС в это время простирался во всю свою 1500-километровую ширину и на нем существовала зональность. Однако более вероятно, что неувязки происходят из-за неточностей стратиграфических определений, и в этом отношении наиболее справедливо мнение Шульца (1973), согласно которому точное время миграций животных в Северную Америку в пределах плейстоцена неизвестно.

По представлениям А. С. Пуминова и др. (1972, 1973), в конце нижнего плейстоцена на севере западной Чукотки возросла роль древесных пород. Авторы связывают это с усилением континентальности климата по мере отступания Вешкапского моря. Лесотундровая растительность в это же время существовала и в бассейне Канчалана (Петров, 1965, 1967). Таким образом, климат раннего плейстоцена был теплее современного. К этому выводу пришли Ю. П. Баранова и С. Ф. Бискэ (1964), И. А. Каревская (1973), А. В. Ложкин (1973) и др.

Длительность квартера оценивается порядка 1 млн лет. Мощное оледенение охватило северное полушарие приблизительно 700 000 лет назад (Будыко, 1974). На ранний плейстоцен приходится 300 000 лет.

Появление моста суши, начиная с середины плейстоцена, вполне обоснованно связывается с периодами оледенения. В материковый лед переходило огромное количество воды, в результате чего уровень Мирового океана понижался. Кроме того, лед оказывает сильное давление на земную поверхность и инициирует тектонику (Панов, 1946). Там, где лежит толща льдов, земная кора опускается, но соответственно происходит компенсаторное выпячивание там, где область льдов кончается. Эти два фактора служили причиной обнажения огромных шельфовых пространств, включая БМС. В плейстоцене мост возникал по крайней мере трижды. Как показано многочисленными исследованиями, наиболее значительным оледенением было иллинойское (рисское, самаровское). Центральная и восточная Чукотка покрывалась льдами практически полностью, однако, согласно Петрову (1965), верхние части гор большей частью оставались свободными ото льда. Развиваемое этим автором представление о синхронности максимального оледенения и трансгрессии не согласуется с ботанико-географическими данными, тогда как схема Хопкинса (Hopkins, 1972) позволяет весьма удачно интерпретировать обмен биотой в Берингии в плейстоцене; недаром Репеннинг (Repenning, 1967) называл Аляску иллинойского времени «биогеографическим придатком Сибири». Хопкинс (Hopkins, 1972) показывает на Чукотке сплошной ледовый покров в иллинойское время, и, по-видимому, это — наиболее правильная точка зрения, которая выдвигалась еще геологами 30-х годов (см., например, Обручев, 1939), но затем была поставлена под сомнение. В настоящее время это мнение подтверждается данными геоморфологии, но особенно морской геологии. Показано, что прибрежные части шельфов покрыты ледниковыми отложениями (Каплин, 1959, 1971; Ионин и др., 1960; Каплин и др., 1968).

Петров (1965, 1967) обосновывает свою концепцию о совпадении оледенения и трансгрессии в среднем плейстоцене наличием ледниково-морских отложений, в частности в зал. Лаврентия. Однако еще в 30-х годах геолог И. Е. Исаков отметил, что морские отложения в этом заливе прислонены к морене (Колосов, 1947). Многие авторы отмечали возможность ошибочных определений ледниково-морских отложений (Бискэ, 1967; Кроуэлл, 1968, и др.), которые, как оказалось, имели совсем иное происхождение. Юрцев (1970, 1974б) пытался неправомерно использовать вывод Петрова о совпадении трансгрессии и оледенения для объяснения произрастания океанических видов на западной и центральной Чукотке. Однако Петров писал только о восточной Чукотке.

Таким образом, растительность на Чукотке в среднем плейстоцене была полностью уничтожена. Наиболее критическими были периоды, когда льды только начинали накапливаться, а мост суши еще не возникал. Когда он появлялся, климат становился более континентальным, что ослабляло рост льдов.

Колинво (Colinvaux, 1967; Колинво, 1973) и Хопкинс (Hopkins, 1967, 1972) полагают, что во время иллинойса в Берингии получили широкое распространение тундро-степи, простирающиеся от востока п-ва Сьюард до центральной Сибири. К этому выводу Колинво пришел на основании высокого содержания пыльцы *Artemisia* в иллинойских отложениях оз. Имурук, но пыльца не была датирована радиометрически. Он опирается на данные Гитерман и Голубевой (1967), из которых следует, что во время максимального оледенения возросла роль ксерофитов; они продвинулись на север в районы, прежде занятые тундрой и лесотундрой. Однако Колинво не учел, что в Сибири ксерофиты довольно легко могли мигрировать на север, так как значительные пространства к западу от Колымы оставались свободными ото льда. На Аляске такой возможности не было, так как ледовый щит занимал всю Канаду. Следовательно, на Аляску ксерофиты могли мигрировать только из Сибири по осушенному северному шельфу мимо сплошного ледового панциря, тянувшегося от долины Колымы до восточной оконечности Чукотки. Едва ли на этом участке шельфа мигрировало много видов, в том числе ксерофитов.

Сейнсбери (1967) вообще исключал возможность миграции через Берингию в это время из-за суровости условий. В то же время А. И. Толмачев (1952) считает, что «общая климатическая обстановка высокой Арктики в эпоху максимального оледенения едва ли была намного более суровой, чем современная». На п-ове Сьюард в это время существовали тундры, аналогичные современным арктическим тундрам на мысе Барроу, тогда как на самом мысе тундры были «более арктическими», чем в настоящее время (Mcculloch, 1967). По данным Бриттона (Britton, 1966), современные тундры мыса Барроу большей частью представляют болота с большим количеством озер, но имеется целый ряд интразональных стаций, где растут *Lupinus arcticus*, *Carex bigelowii*, *Salix anglorum*, *S. niphoclada*, не встречающиеся в Азии.

Шельф выполнял роль рефугиума в наиболее суровой климатической обстановке, а при начинавшемся потеплении был ареной миграций с материка на материк. Предки некоторых американских видов современной Чукотской флоры, имеющих генетические корни в Сибири, проникли в иллинойсе на Аляску (Кожевников, 1973б, 1976а, б), так же как мамонт и овцебык (Шер, 1971).

Во время таяния иллинойского льда климат был холодный, но затем наступило потепление, сопровождавшееся трансгрессией (Mcculloch, 1967). Лес надвинулся на тундру по обе стороны образовавшегося Берингова пролива. В иллинойском лёссе Аляски находятся стволы небольших деревьев, укоренявшихся в нем. Колинво считает, что древесная растительность того времени достигла предела современной древесной растительности на п-ове Сьюард. Таков же вывод Хопкинса (1967), синхронизирующего сангамонский (иллинойс-висконсинский) интерстадиал с Пелукской трансгрессией (100 000 лет назад). На Чукотке этот период соответствует бореальной трансгрессии (Гасанов, 1969, 1970), превратившей Чукотский полуостров в островную гряду.[2] Воды бореальной трансгрессии заливали всю Анадырскую низменность и проникали в Усть-Бельскую и Марковскую впадины. Последняя и в наше время поднята над уровнем моря только на 30 м (район пос. Марково). Морские отложения этого времени фиксируются на современных высотах 160 м (Ионин и др., 1960; Пуминов и др., 1972, 1973).

---

[2] По мнению Л. А. Портенко (1970, 1973), Берингия никогда не представляла собой цельной суши — вместо моста возникал архипелаг.

Согласно Гасанову (1970), граница лесной зоны доходила до современных берегов Анадырского залива. Однако в северной части Чукотки в это время сохранялись, по-видимому, местные леднички. Один из них покрывал шапкой Ванкаремскую сопку, которая в наши дни отделена от рыхлой толщи глубокой долиной, и на ее склонах до самого основания не встречается даже единичная галька.

Мало вероятно, хотя и не исключено, что во время максимального оледенения на выступавших из-подо льда гребнях гор обитали какие-то растения, как это имеет место на гренландских нунатаках. Следовательно, автохтонная преемственность современной флоры Чукотского полуострова в основном связана с океанической фазой климата; последующие оледенения не покрывали Чукотского полуострова полностью, т. е. часть растений переживала их на месте. Континентальный элемент флоры отсутствовал на восточной Чукотке, и то, что мы видим теперь, является результатом более поздних миграций.

Бореальная трансгрессия явилась результатом гляциоизостатической просадки Чукотки во время предшествовавшего покровного оледенения. Об огромной роли гляциоизостазии как инициатора тектонических подвижек свидетельствуют расчеты, согласно которым уровень Мирового океана повысится только на 66 м, если вдруг растают все льды на Земле (Калесник, 1951). Однако морские отложения обнаруживаются на значительно бо́льших высотах.

Даже незначительное оледенение в тектонически активной области приводит к понижению суши и в то же время к понижению уровня океана. После окончания оледенения суша не успевает «всплыть» и наступает трансгрессия, в ходе которой идет ее медленное поднятие.

Бореальная трансгрессия сменилась похолоданием, во время которого начал образовываться ледовый покров раннего висконсина (вюрм I и II по европейской шкале, зырянское оледенение по сибирской шкале) и вновь появился БМС. По Петрову (1965, 1967), этот период на Чукотке соответствует ванкаремскому оледенению, состоявшему из долинных ледников и широких «лент» льда вдоль края низин. Гасанов (1969) полагает, что зырянское оледенение было самым значительным в плейстоцене, однако убедительных данных он не приводит.

Палинологические данные для зырянского времени по восточной Чукотке отсутствуют. На Колыме растительность была лесотундровой (Гитерман и др., 1968). Происходил обмен биотой между Аляской и Чукоткой, в частности некоторые американские виды современной флоры Чукотки появились на ней в это время (Кожевников, 1973б, 1976а, б). Есть также основания думать, что большинство узкоберингийских эндемов, связанные по времени становления скорее всего с иллинойсом, а по месту становления с горными системами Аляски, проникли на Чукотку в это время.

По-видимому, сколь бы не был велик ледник, его действие на климат распространяется лишь на небольшое пространство. В настоящее время в Гренландии по соседству с ледником развиваются остепненные и другие не высокоарктические сообщества, а в ее южной части растет *Betula pubescens*. На Аляске ледники иногда непосредственно граничат с лесом, в ряде случаев подпирают деревья и искажают их нормальный рост. Разумеется, в висконсине условия были жестче. Ледник, полностью покрывавший Канаду, все-таки оказывал значительное охлаждающее влияние, хотя Лёве (Löve, 1959) подсчитала, что прямое действие висконсинского ледника распространялось не более чем на 1/2—1 милю от кромки льда. Она установила это по уменьшающейся величине годичных колец деревьев, погибших in situ под надвинувшимся ледником.

В каргинский межстадиал климат на Чукотке был, по мнению одних авторов, такой же, как и современный. Об этом свидетельствует сходство каргинских спорово-пыльцевых спектров Амгуэмы и Эргувеема и даже верховьев Колымы с рецентными спектрами (Петров, 1965; Гитерман и др., 1968). По мнению других авторов, в этот период климат был в общем теплее современного (Гасанов, 1969; Васьковский, Терехова, 1970). По данным Н. В. Кинда (1973), в каргинский период было три потепления с максимумом 42 000—37 000 лет назад. Хопкинс (Hopkins, 1972) показывает для этого времени распространение на Чукотке кустарниковых тундр с рощицами древесных берез вплоть до Берингова пролива.

О существовании Берингова пролива в этот период свидетельствуют данные по растительности Аляски и Чукотки. И на п-ове Сьюард (Colinvaux, 1967; Колинво, 1973), и в центральной Аляске (Хейссер, 1969) растительность была аналогична современной. На Чукотском полуострове существовала кустарниковая тундра, а на материковой Чукотке — горные тундры и редколесья (Гитерман и др., 1968). Граница между этими типами растительного покрова проводится авторами от зал. Креста на север в субмеридиональном направлении. Таким образом, она аналогична современной границе между океанической и континентальной Чукоткой (Юрцев, 1973, 1974б; Кожевников, 1973а, 1975). Однако теперь эта граница разделяет типичные и кустарниковые тундры. Последнее свидетельствует о более теплом климате в каргинское время, чем теперь.

Общепризнано, что последнее оледенение (Висконсин III, сартанское, искатеньское — по Петрову, 1965) было в основном цирковым. В Амгуэмо-Куветском массиве оно было и горно-долинным, развитым значительно сильнее, чем в хр. Искатень. В этот период существования БМС на Аляску прошли як и сайга (Шер, 1971); две миграции людей в Америку относятся к этому же времени. А. В. Шер (1971) считает также, что затрудненность миграции животных с Аляски в Азию была вызвана конкурентной способностью восточно-азиатского зоокомплекса, занимавшего все экологические ниши.

Ограниченное распространение висконсинских ледников на Чукотке заставляет предполагать существование богатой аборигенной флоры, сформировавшейся в период бореальной трансгрессии и являющейся ядром современной флоры. Существование циркумполярного северного шельфа в эпохи оледенений, т. е. огромных незаселенных поначалу пространств, обеспечило возможность быстрых миграций резистентных видов; это обусловило сравнительную гомогенность арктических флор разных секторов и образование циркумполярного флористического комплекса (Young, 1971). В числе широтных групп этого комплекса на первом месте в чукотских флорах всегда стоят аркто-альпийцы. Это может быть не только результатом свободных миграций вдоль горных систем восточной Сибири на крайний северо-восток, но также переживания бореальной трансгрессии на Чукотском полуострове в основном циркумполярными аркто-альпийцами; впоследствии они пережили два оледенения и голоценовый оптимум и имеют в современной флоре наиболее сильные позиции. О том, что это так, свидетельствует пониженная роль циркумполярных и аркто-альпийских видов в континентальных флорах центральной Чукотки (оз. Экитыки, долина Чантальвеергына и Телекайская роща), куда, казалось бы, вероятнее всего должны устремляться аркто-альпийцы из восточной Сибири. Сказанное подтверждается также значительно большей флористической гомогенностью щебнистых горных тундр неюжных склонов сопок в разных по континентальности пунктах, чем, скажем, пойменных стаций или шлейфов горных склонов.

Как полагает Г. У. Линдберг (1973), палеодолина Анадыря соединялась в области шельфа с палеодолиной Юкона. Только такое соединение могло обеспечить обмен между Чукоткой и Аляской пресноводными рыбами.

Мнение ряда авторов (Hultén, 1963; Hopkins, 1972, и др.) о наличии на юге Берингии мезоморфных тундр и луговин кажется справедливым. В наиболее благоприятных местоположениях, по-видимому, существовали небольшие ивняки, но наличие *Alnus* вызывает сильное сомнение. Произрастание деревьев вовсе исключается.

Что касается северной Берингии, то широко распространенной стала точка зрения о существовании здесь тундро-степей (Colinvaux, 1967; Колинво, 1973; Hopkins, 1967б, 1972 и др.; Шер, 1971; Юрцев, 1974а, б и др.; Томирдиаро, 1973, и др.). Но попытаемся представить обстановку в северной Берингии на основе биогеографических данных и принципа униформизма, не используя его, конечно, механически.

Бóльшая часть современных «степных» группировок Чукотки по существу не является степными. Для таких группировок предложено название «степоиды» (Сочава, Липатова, 1960). Этот термин кажется весьма удачным, хотя может использоваться также понятие «травяные пустоши» А. П. Шенникова (1938).

Едва ли может возникнуть сомнение, что в Берингии существовали именно степоиды, а не настоящие степи, хотя бы и криофильные. Разграничение этих понятий важно не только для ботаников и ландшафтоведов, но и для палеогеографов, так как чрезмерно расширенное понятие «степь» приводит последних к иллюзорным картинам прошлого.

Группировки, которые могут быть названы на современной Чукотке горно-степными, крайне редки и приурочены к наиболее прогреваемым участкам в резко континентальных районах. Эти группировки характеризуются значительной сомкнутостью, а растительный покров степоидов очень разрежен и теряется из виду даже на расстоянии нескольких метров.

Мы не имеем никаких оснований предполагать, что растительность северной Берингии в позднем плейстоцене составляли какие-то высокие степные травы, которые теперь исчезли из внутренних районов Чукотки. Степная растительность, как и древесная, существует только в условиях резко континентального климата с довольно высокими летними температурами. Судя по тому, что большое количество восточноазиатских континентальных ксерофитов (представляющих низкорослые растения) не добралось до Аляски, на БМС для них была довольно критическая обстановка. Степи на нем не могли существовать, а степоиды были разрознены и не играли ландшафтной роли. Представления Б. А. Юрцева на этот счет двойственны. Из них правильным является, по-видимому, следующее. Обстановка на севере восточной Сибири в эпоху последнего оледенения «характеризовалась усилением роли травянистых растений и их сообществ в растительном покрове — но не только за счет степных и тундростепных сообществ, занимавших, по-видимому, и тогда интразональные позиции, но и за счет более широкого развития лугов, олуговения многих низинных болот и распространения на склонах и водоразделах осочково-кобрезиевых „луго-тундр“. . . Однако общий характер ландшафта оставался „тундровым“» (Юрцев, 1972а, 1974а). Такое представление, на наш взгляд, несовместимо с представлением о тундро-степи как о зоне Берингии в понимании Колинво, Хопкинса, Шера и других авторов, в том числе самого Юрцева в его других работах (1972б, 1974б), где он высказывается в пользу точки зрения о широком распространении степных и тундро-степных сообществ в Берингии.

Изучая американский элемент флоры Чукотки и азиатский элемент флоры Аляски, мы также не находим доводов в пользу существования берингийских степей и тундро-степей. Почти все мигранты оказываются аркто-альпийскими видами. Во флоре любой части Чукотки всегда более половины видов распространены и в Америке. По типу ареала и по экологии это преимущественно аркто-альпийцы. Следовательно, межконтинентальный обмен в последний период существования Берингии происходил в основном между аркто-альпийскими группами.

Аналогичный результат получен А. А. Кищинским (1972, 1974) при историческом анализе авифауны и териофауны. Среди птиц и животных

Чукотки нет степных видов, хотя Юрцев и принимал за такой вид суслика Парри (или длиннохвостого). Еще Б. Н. Городков (1947) и Б. А. Тихомиров (1959) подчеркивали, что это горно-луговой, а не степной вид. То же самое можно сказать о некоторых прямокрылых, обитающих на Чукотке. Они имели степных предков в Азии, но мигрировали в Берингию и, обособившись до самостоятельных видов, стали нестепными. Подобные отношения существуют и среди растений.

Гипотеза о существовании рефугиума леса в юго-восточном углу осушенного шельфа 10 500—9500 лет назад (Hopkins, 1972; Колинво, 1973) пока не кажется доказанной, хотя переживание ели в бассейне Юкона во время последнего оледенения несомненно. Пыльца ели в слоях, отлагавшихся 25 000—10 500 лет назад на месте предполагаемого рефугиума, не найдена, и можно думать, что только 10 500 лет назад эта пыльца начала выноситься на шельф реками (в это время как раз происходило потепление климата).

Более вероятно, исходя из данных палеогеографии, что ель переживала поздний висконсин все-таки в долине Юкона, которая исследована методом спорово-пыльцевого анализа далеко не полно (Хейссер, 1969). Скорее всего леса сохранялись в немногих, наиболее благоприятных местах в хорошо укрытых долинках. По-видимому, елью, пережившей оледенение, была *Picea sitchensis*, родственная азиатской *P. ajanensis*.

В период потепления 10 000 лет назад (Ложкин, 1973; Кинд, 1973) ель могла выйти на шельф по долине Юкона или Кускоквима, где она, по мнению Колинво (1973), произрастала в виде чахлых деревьев. Это представление соответствует современным полярным форпостам леса, где деревья также угнетены. Надо иметь в виду, что такие чахлые популяции имеют «в тылу» здоровые популяции нормально плодоносящих деревьев. Подобным «тылом» для популяции на шельфе и была популяция в долине Юкона. В настоящее время краевые лесные массивы Аляски (близ устья р. Макензи и на р. Ноэтак) находятся практически на той же широте, что и Телекайская роща на Чукотке (Кожевников, 1974). Наличие бореальной растительности в долине Юкона соответствует таковой же в среднем течении Анадыря.

Сопоставлять флору и растительность Аляски нужно со столь же протяженной территорией и в Азии. Эта территория охватывает весь северо-восточноазиатский полуостров (исключая Камчатку) вплоть до Колымы. Она является и палеогеографическим аналогом Аляски, тогда как Чукотский полуостров — аналог п-ва Сьюард.

По аналогии с Аляской следует допустить, что в эпоху последнего оледенения где-то на северо-востоке Азии могли сохраняться лесные рефугиумы типа юконского. По-видимому, был такой рефугиум ели и на р. Майн (в бассейне Анадыря). Здесь от поверхности почвы до глубины 18 м фиксируется пыльца *Abies* (Нейштадт, Тюлина, 1936). Однако М. И. Нейштадт усомнился, что это действительно пыльца пихты. Он предположил, что она принадлежит ели, именно *Picea ajanensis*, которая найдена на Майне и в живом состоянии (Сочава, 1933; Васильев, 1956). В настоящее время это местонахождение отделено от сплошного ареала *Picea ajanensis* расстоянием 1500 км.

С наступлением потепления 10 000 лет назад Берингия начала затопляться. В это время процветала нивальная растительность, основу которой составляют аркто-альпийские виды (Тихомиров, 1945).

Талые воды ледников, будучи практически дистиллированными, оказывали сильное нейтрализующее действие на реакцию субстрата, вымывая любые растворимые соли, поэтому в то время многие растения-ацидофобы также процветали. В настоящее время «кальцефитные» сообщества характерны для районов с океаническим климатом, где имеется большое количество крупных часто перелетовывающих снежников. Проецируя эту связь на период таяния ледников, можно заключить, что климат в то время был весьма океаническим на всей Чукотке. Поэтому ряд видов, тяготеющих на современной Чукотке к океаническим районам, найден и в ее центральной части (*Carex dioica*, *C. krausei* и др. — Юрцев, 1974б). Здесь же обнаружены и нивальные виды (*Ranunculus pygmaeus*, *Koenigia islandica*, *Saxifraga hyperborea* и др.), ставшие к настоящему времени реликтовыми.

Сама Берингия в плейстоцене не была центром развития современной флоры прирберингийских районов, хотя, вероятно, в ней и возникли некоторые из немногочисленных узкоберингийских эндемов. В целом флора Берингии была миграционной, и в зависимости от флуктуаций климата эта территория выполняла роль то «проходного», то «постоялого двора».

С деградацией последнего оледенения наступила современная океаническая фаза климата, обусловившая дифференциацию флор Чукотки на океанические и континентальные, а также переходные.

Период потепления в самом начале голоцена не мог привести к значительному продвижению на север (на Чукотку) бореальных видов, как считает Юрцев (1974б). Чозения в районе Телекайской рощи появилась позднее, так как в начале голоцена в долинах Амгуэмо-Куветского массива еще сохранялись льды, как и в хр. Брукса, расположенном на той же широте и в тех же физико-географических условиях. Эти льды стаяли только 7000 лет назад (Кирюшина, 1965).

Во время раннеголоценового потепления активизировались лишь те элементы, которые пережили оледенение на самом северо-востоке Азии. Здесь они могли расселиться на соседние территории.

Стаивание льдов сильно повысило влажность воздуха, и климат на Чукотке не был континентальным там, где теперь он резко континентальный. Освободившиеся ото льдов горные системы начали постепенно подниматься.

В это время происходило интенсивное заболачивание низменных ландшафтов, что привело к вымиранию крупных травоядных животных, за исключением оленей (Vangengeim, 1967; Шер, 1971). Не случайно мускусные быки в естественной обстановке сохранились до наших дней только в северной Гренландии и на островах Канадского архипелага, где болот почти нет.

Имеются данные, что близ северного побережья на западной Чукотке в раннем голоцене была березовая лесотундра (Дегтяренко, 1971). В устье Амгуэмы найдена древесина этого же времени. Однако радиоуглеродные датировки древесин, найденных в районе морских побережий, не должны считаться достоверными, если не доказано, что древесина неприносная. В настоящее время на северном побережье Чукотки во многих местах находится плавник (целые стволы *Larix*), поступающий сюда от устий великих сибирских рек. Постепенно эта древесина заносится и исчезает в грунте. Геологи будущего, работая методами нашего времени, вполне могут заключить, что в наше время вдоль северного побережья росли лиственничные леса. Но нам-то хорошо известно, что это не так. Точно так же будущими геологами отложения вокруг мыса Ванкарем могут быть приняты за ледниково-морские, поскольку здесь имеются россыпи огромных валунов, обработанных прибоем, а мыс постепенно погружается в море и валуны заносятся песком.

В целом климат начала голоцена был холодный и влажный (Гитерман и др., 1968; Карташова, 1973; Ложкин, 1973). Влияние дотаивавших льдов было значительным. Даже в современной обстановке мы имеем возможность представить условия в раннем голоцене. Например, сравним две межгорные впадины, одна из которых вмещает оз. Экитыки, другая — Телекайскую рощу. Обе впадины имеют резко континентальный местный климат, но в районе оз. Экитыки он менее континентален вследствие того, что ледовый покров на озере (площадь 20×3 км^2) лежит до середины июля и на его таяние уходит много тепла. Поэтому здесь нет деревьев (за исключением единичных древесных форм *Salix alaxensis*) и таких же степоидов, как в районе Телекайской рощи.

Важнейшим событием голоцена был климатический оптимум (гипситермал, неотермальное время) в середине голоцена. В этот период (7000—4000 лет назад) средние температуры были выше современных на 2—3 и на 5—10° выше, чем в сартанское время (Фэйрбридж, 1970).

Граница леса значительно продвинулась на север (Сочава, 1933; Тихомиров, 1944, 1947; Петров, 1967; Гитерман и др., 1968; Васьковский, Терехова, 1970, и др.). На Чукотском полуострове была ольхово-березовая лесотундра с примесью лиственницы и *Pinus pumila*, сменявшаяся в прибрежных районах мохово-травянистой и кустарничковой тундрами (Баранова, Бискэ, 1964; Гасанов, 1969). В отдельных пунктах (оз. Иони) найдена также пыльца ели (Гитерман и др., 1968). В это же время ель появляется на р. Кобук на Аляске, там, где она раньше отсутствовала (Швегер, 1973). Появление ели на Чукотском полуострове свидетельствует о том, что она переживала оледенение где-то поблизости (скорее всего на р. Майн). Немыслимо представить, что ель пришла с юга за 1500 км, а затем исчезла на всем этом протяжении.

В среднем голоцене происходит образование торфяников на мысе Ванкарем и о. Врангеля (Петров, 1967; Кирюшина, 1965).

Климатический оптимум оставил богатое флористическое наследство на Чукотке, причем его сохранность находится в зависимости от существующих теперь условий среды.

Многие виды, растущие близ выходов горячих вод на востоке Чукотского полуострова, сохраняются со времени климатического оптимума (Тихомиров, 1957). К этой группе относится и *Alnus fruticosa* со своим паразитом *Boschniakia rossica*, который, по мнению Юрцева (1974б), появился на востоке Чукотки из уже упомянутого «лесного рефугиума» в юго-восточном углу осушенного шельфа. Однако даже в современных условиях на западе Чукотского полуострова, где проходит граница сплошного распространения *Alnus* (Кожевников, 1973а), *Boschniakia* «отстает» от своего хозяина. Здесь же прослеживается повышенная чувствительность *Alnus* к среде обитания. Об этом свидетельствует также отсутствие ольхи в средней части Чукотского полуострова. Если допустить, что она могла мигрировать на Чукотку с Аляски, то нужно предположить, что на юге Берингии среда обитания была более благоприятной, чем в центральной части современного Чукотского полуострова. Для такого суждения нет никаких оснований.

Юрцев (1974б : 138) пишет, что значительную часть американских иммигрантов в Азию составляли бореальные и гипоарктические виды (реже — аркто-альпийские). При этом он указывает даже на мою статью (Кожевников, 1973б), однако в ней таких сведений не содержится, а приведенное мнение Юрцева опровергается массовым анализом конкретных флор Чукотки, а также флоры востока Чукотского полуострова (Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Дервиз-Соколова, 1966).

По-видимому, ряд низкорослых растений, обитающих теперь близ горячих источников, действительно мигрировал на Чукотку с Аляски (например, *Agrostis scabra*), но таких видов очень мало. Основное растительное население области влияния горячих вод — азиатское. Об этом лучше всего свидетельствует то, что многие виды из зоны термальных источников совсем не известны на Аляске. Подкупающая близость сьюардских местонахождений к восточночукотским местонахождениям группы бореальных видов ни о чем не говорит. По расстоянию сьюардские местонахождения не ближе к восточночукотским, чем анадырские. Возможно, что многие бореальные виды выпали из флоры центральной части Чукотского п-ова и бассейна Амгуэмы после климатического оптимума в связи с похолоданием (малый ледниковый период). В значительном количестве эти виды сохранились в окрестностях Анадыря, где более южное положение района обусловливает ту степень континентальности климата, которая была на Чукотском п-ове во время климатического оптимума.

В Марковской впадине с этого периода сохранился до наших дней цельный биогеографический бореальный комплекс. Анализ флоры и растительности Марковской впадины (по нашим неопубликованным данным) свидетельствует о том, что в период климатического оптимума происходила массовая миграция бореальных элементов на северо-восток. Как уже упоминалось, в окрестностях Марковской впадины (в верховьях Анадыря и на р. Майн) имеются лиственничные леса. Портенко (1939) и Васильев (1956) сообщили, что недалеко от г. Анадыря на р. Анадырь (мыс Телеграфический) еще в начале нашего века сохранялась роща *Larix*, но она была целиком вырублена. Безусловно, эта роща существовала со времени климатического оптимума.

Климатический оптимум сменился похолоданием, во время которого начали образовываться булгунняхи[1] (Васьковский, Терехова, 1970). Затормозилось продвижение на восточную Чукотку южных видов; многие континентальные виды на восточной Чукотке остались только на скалах или на выходах известняков или же близ горячих источников. Лишь в это время началось формирование современных гипоарктических (Юрцев, 1966б) ландшафтов Чукотки, т. е. повсеместное распространение кустарничково-моховых тундр и болот с олиготрофными эрикоидными кустарничками и *Betula exilis*, а также кочкарников, пятнистых и полигональных тундр.

Резко обозначилась ботанико-географическая граница, разделяющая берингийскую (океаническую) и материковую (континентальную) Чукотку (Юрцев, 1973, 1974б; Кожевников, 1973а, 1975). К этому времени мы относим миграцию чозении в верховья Телекая из бассейна р. Белой (Кожевников, 1974). Вновь укрепились позиции циркумполярных аркто-альпийцев (горные тундры) и аркто-гипоарктов (равнинные тундры); с их доминированием мы сталкиваемся и теперь.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., С. Ф. Бискэ. (1964). Северо-Восток СССР. — Бискэ С. Ф. (1967). Неотектоника крайнего Северо-Востока СССР. В кн.: Тектонические движения и новейшие структуры земной коры. — Бискэ С. Ф., Ю. П. Баранова. (1973). Основные особенности палеогеографии в дочетвертичном кайнозое. В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. (Тезисы). — Будыко И. И. (1974). Изменения климата. — Букс И. И. (1973). Проблема Берингии и берингийская фратрия формации бореального типа растительности. В кн.: Берингийская суша. . . — Бычков Ю. М., А. П. Васьковский, А. А. Николаев и др. (1970). История геологического развития. В кн.: Геология СССР, 33, 2. — Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Васьковский А. П. (1955). Современное оледенение Северо-Востока СССР. В кн.: Матер. геологии Северо-Востока СССР, 9. — Васьковский А. П., В. Е. Терехова. (1970). Антропогеновая (четвертичная) система. В кн.: Геология СССР, 30, 1. — Воскресенский С. С. (1968). Геоморфология СССР. — Воскресенский С. С. (1973). Причины и время разрушения «моста» между Азией и Америкой. В кн.: Берингийская суша. . . — Гасанов Ш. Ш. (1969). Строение и история формирования мерзлых пород восточной Чукотки. — Гасанов Ш. Ш. (1970). Палеогеографические условия на восточной Чукотке во время бореальной трансгрессии. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. — Гитерман Р. Е. (1973). Палинологическая характеристика нижнеплейстоценовых отложений в нижнем течении р. Колымы. В кн.: Палинология плейстоцена. Тр. МПК, 3. — (Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева) Giterman R. E., L. V. Golubeva. (1967). Vegetation of eastern Siberia during the antropogene period. In: Bering Land Bridge. — Гитерман Р. Е., А. В. Голубева, Е. Д. Заклинская и др. (1968). Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. — Городков Б. Н. (1947). Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование). (Тез. докл.). Бот. ж., 32, 1. — Городков Б. Н. (1952). Происхождение арктических пустынь и тундр. Геоботаника, 8. — Дегтяренко Ю. П. (1971). Развитие побережья северной Чукотки в плейстоцене и голоцене. В кн.: Геоморфология и литология береговой зоны морей и других крупных водоемов. — Дервиз-Соколова Т. П. (1966). Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок

---

[3] Булгунняхи (гидролакколиты) — бугры с ядром из чистого льда.

Уэлен—мыс Дежнева). В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Диви Е. (1969). Палеогеография суши в плейстоцене. В кн.: Четвертичный период в США, 2. — Ионин А. А., П. А. Каплин, В. С. Медведев. (1960). Исследование по геоморфологии побережий дальневосточных морей СССР. АН СССР, отд. геол.-геогр. наук, геоморф. комиссия. (Ротапринт). — Калесник С. В. (1951). Очерки гляциологии. — Каплин П. А. (1959). Проблема происхождения фиордов и фиордовые побережья СССР. Вопр. геогр., 46. — Каплин П. А. (1971). Особенности динамики и строения берегов полярных морей (на примере побережья Чукотского моря). В кн.: Новые исследования береговых процессов. — Каплин П. А., Е. Н. Невесский, Ю. А. Павлидис, Ф. А. Щербаков. (1968). Особенности строения и история в голоцене верхней части шельфа и прибрежной зоны современных морей. Океанология, 1. — Каревская И. А. (1973). Климатические условия холодных ледниковых эпох плейстоцена верховий р. Колымы по палинологическим данным. В кн.: Берингийская суша. . . — Карлстром Т. (1955). Данные о четвертичном оледенении в северной части Тихого океана и планетарные изменения климата. В кн.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. — Карташова Г. Г. (1973). Особенности развития флоры и растительности кайнозоя в низовьях рек Яны и Омолоя (по палинологическим данным). В кн.: Берингийская суша. . . — Кинд Н. В. (1973). Позднечетвертичные изменения климата, колебания уровня моря и ледниковые события Старого и Нового Света; хронология по изотопным данным. В кн.: Берингийская суша. . . — Кирюшина М. Г. (1965). Основные черты четвертичной истории острова Врангеля. В кн.: Антропогеновый период. . . — Кищинский А. А. (1972). Формирование горной териофауны северо-восточной Сибири. Труды МОИП, XLVIII. — Кищинский А. А. (1974). Арктоальпийская авифауна и ее происхождение. Зоол. ж., LIII, 7. — Кобельт В. (1903). Географическое распределение животных. — Кожевников Ю. П. (1973а). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—72 гг. Бот. ж., 58, 7. — Кожевников Ю. П. (1973б). Американский элемент во флоре Чукотки. В кн.: Берингийская суша. . . — Кожевников Ю. П. (1974). Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей. Бот. ж., 59, 7. — Кожевников Ю. П. (1975). [*Рец.*] Б. А. Юрцев. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Бот. ж., 60, 11. — Кожевников Ю. П. (1976а). Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. — Кожевников Ю. П. (1976б). Американский элемент во флоре Чукотки. В кн.: Берингия в кайнозое. — Колинво П. (1973). Растительность Берингийского моста суши и проблема рефугиумов: данные пыльцевого анализа осадков Берингова и Чукотского морей. В кн.: Берингийская суша. . . — Колосов Д. М. (1947). Проблемы древнего оледенения Северо-Востока СССР. — Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней. В кн.: Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Криштофович А. Н. (1924). Ископаемая ель из Анадырского края. Матер. по геологии и полезным ископаемым ДальнегоВостока, 32. — Кроуэлл Дж. (1968). Отложения с рассеянными мегакластами как показатели климата. В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М. — Лазуков Г. И. (1973). Берингия и проблема формирования холодовыносливой (арктической) флоры и фауны. В кн.: Берингийская суша. . . — Линдберг Г. У. (1970). Крупные колебания океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир. В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Линдберг Г. У. (1973). История «Берингии» в свете гипотезы крупных геогидрократических колебаний уровня океана. В кн.: Берингийская суша. . . — Ложкин А. В. (1973). Радиоуглеродная хронология событий позднего плейстоцена и голоцена Западной Берингии. В кн.: Берингийская суша. . . — Муратова М. Б. (1973). История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. — Наймарк А. А. (1967). Основные моменты истории новейших тектонических движений на территории крайнего Северо-Востока СССР. В кн.: Тектонические движения и новейшие структуры земной коры. — Нейштадт М. И., Л. Н. Тюлина. (1936). К истории четвертичной и послечетвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря. Тр. Арктич. инст., 40. — Обручев С. В. (1939). Древнее оледенение и четвертичная история Чукотского округа. Изв. АН СССР, 2. — Панов Д. Г. (1946). Палеогеография советской Арктики в четвертичное время. В кн.: Проблемы палеогеографии четвертичного периода. — Петров О. М. (1965). Палеогеография Чукотского полуострова в позднем неогене и четвертичном периоде. В кн.: Антропогеновый период. . . — (Петров О. М.) Petrov O. M. (1967). Paleogeography of Chukotka during late neogene and quarternary time. In: Bering Land Bridge. — Петров О. М. (1973). Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое. В кн.: Берингийская суша. . . — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Потапов Р. Л. (1970). Роль берингийской суши в истории семейства тетеревиных Tetraonidae. В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Портенко Л. А. (1939). Фауна Анадырского края. — Портенко Л. А. (1970). Берингийские связи между Евразией и Северной Америкой в представлении зоогеографов. В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Портенко Л. А. (1973). Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля, 2. — Пуминов А. С., Ю. П. Дегтяренко, В. С. Ломаченков. (1972). Неотектоника, палеогеография и процессы россыпеобразования на севере Чукотки в кайнозое. В кн.: Новейшая тектоника и палеогеография советской Арктики в связи с оценкой минеральных ресурсов. НИИГА. — Пуминов А. С., Ю. П. Дегтяренко, В. С. Ломаченков. (1973). Позднекайнозойская история побережья Чукотского моря и Чукотского шельфа в связи с формированием россыпей. В кн.: Геология моря, 2. — Сочава В. Б. (1933). К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. ж., 18, 4. — Сочава В. Б., В. В. Липатова. (1960). Группировки степных растений в Амурской подтайге. Тр. МОИП, 3. — Тихомиров Б. А. (1944). Основные черты четвертичной истории растительного покрова советской Арктики. Бот. ж., 29, 2. — Тихомиров Б. А. (1945). О происхождении лугового типа растительности в арктической Евразии. Сб. научн. работ БИН АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1947). Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичный период. Рефераты научн. работ за 1945 г. — Тихомиров Б. А. (1957). К характеристике флоры и растительности термальных источников юго-востока Чукотки. Бот. ж., 42, 9. — Тихомиров Б. А. (1959). Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. — Тихомиров Б. А., В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре берингийского побережья Чукотского полуострова. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Толмачев А. И. (1927). О происхождении тундрового ландшафта. Природа, 9. — Толмачев А. И. (1952). К истории развития флор советской Арктики. Ареал, 1. — Толмачев А. И. (1958). О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария. В кн.: Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Толмачев А. И. (1963). О происхождении арктической флоры. Вопросы ботаники, 3. — Толмачев А. И., Б. А. Юрцев. (1970). История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана. В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Томирдиаро С. В. (1973). Верхнеплейстоценовая восточно-арктическая лёссово-ледовая равнина как американо-азиатский мост и ее термокарстовое разрушение в голоцене. В кн.: Берингийская суша. . . — Успенский С. М. (1969). Жизнь в высоких широтах (на примере птиц). — Фэйрбридж Р. В. (1970). Карбонатные породы и палеоклиматология в биохимической истории планеты. В кн.: Карбонатные породы. М. — Хейссер К. (1969). Ботанико-географические исследования плейстоцена Аляски. В кн.: Четвертичный период в США, 2. — Хопкинс Д. (1965). Четвертичные морские трансгрессии на Аляске. В кн.: Антропогеновый период. . . — Хорева И. М. (1970). Фораминиферы и стратиграфия морских четвертичных отложений западного берега Берингова моря. В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Хорева И. М. (1973). Фораминиферы плейстоценовых отложений побережья Берингова моря и проблема Берингийской суши. В кн.: Берингийская суша. . . — Хоффман Р. С. (1973). Экологический и зоогеографический анализ миграций животных через Берингийский мост суши в четвертичном периоде. В кн.: Берингийская суша. . . — Швегер Ч. (1973). Позднечетвертичная палеоэкология района стоянки Онион-Портедж. Северо-Западная Аляска. В кн.: Берингийская суша. . . — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. — Шер А. В. (1971). Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. — Шер А. В. (1973). Млекопитающие и Берингийская суша в позднем кайнозое: дискуссионные вопросы и пути их решения. В кн.: Берингийская суша. . . — Шульц Б. (1973). Миграции азиатских млекопитающих на Великие равнины Северной Америки в среднем и позднем плейстоцене. В кн.: Берингийская суша. . . — (Юрцев Б. А.). Yurtsev B. A. (1963). On the floristic relations between steppes and prairies. Lund. — Юрцев Б. А. (1966а). Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор северо-востока Сибири. В кн.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Юрцев Б. А. (1966б). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, XIX. — Юрцев Б. А. (1968). Степные сообщества чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундростепи». В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. (Тезисы). — Юрцев Б. А. (1970). О положении полярного побережья северо-востока Сибири в плейстоцене (по ботанико-географическим данным). В кн.: Северный Ледовитый океан. . . — Юрцев Б. А. (1972а). Степные сообщества чукотской тундры и проблема плейстоценовой «тундростепи». В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. . . — (Юрцев Б. А.). Yurtsev B. A. (1972б). Phytogeography of northeasten Asia and the problems of transberingian floristic interrelations. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1974а). Степные сообщества чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — Юрцев Б. А. (1974б). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Britton M. E. (1966). Vegetation of the Arctic Alaska. — Colinvaux P. A. (1967). Quarternary vegetational history of Arctic Alaska. In: Bering Land Bridge. — Hopkins D. (1967a). Quarternary marine transgressions in Alaska. In: Bering Land Bridge. — Hopkins D. (1967б). The Cenozoic history of Beringia — a synthesis. In: Bering Land Bridge. — Hopkins D. M. (1970). Paleoclimatic speculations suggested by new data of the location of the spruce refugium in Alaska during the last glaciation. — Hopkins D. M. (1972). The paleogeography, climate, history of Beringia during late cenozoic time. Inter-Nord, 12. — Hultén E. A. (1937). Outline of the history of Arctic and boreal biota during the quarternary period. — Hultén E. A. (1963). The distributional conditions of the flora of Beringia. In: Pacific basin biogeography. — Hultén E. A. (1964, 1970). The circumpolar plants, 1, 2. — Hultén E. A. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. — Hultén E. A. (1973). Supplement to Flora of Alaska and neighbouring territories. Bot. Notiser, 126. —

Löve D. (1959). The postglacial development of the flora of Manitoba: a discussion. — Mcculloch D. S. (1967). Quarternary geology of the Alaskan shore of Chukchi Sea. In: Bering Land Bridge. — Repenning C. A. (1967). Palearctic—Nearctic mammalian dispersal in the late cenozoic. In: Bering Land Bridge. — Sainsbury C. L. (1967). Quarternary geology of western Seward Peninsula, Alaska. In: Bering Land Bridge. — Stegman B. (1963). The problem of the beringian continental land connection in the light of ornitogeography. In: Pacific basin biogeography. — Vangengeim E. A. (1967). The effect of the Bering Land Bridge on the quarternary mammalian faunas of Siberia and North America. In: Bering Land Bridge. — Wolf I. A., E. B. Leopold. (1967). Neogene and Early Quarternary vegetation of northeastern Asia. In: Bering Land Bridge. — Young S. B. (1971). The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the region. In: Contributions from the Gray Herb. of Harvard univ., 201.

Институт
биологических проблем севера
ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан.

Получено 24 X 1975.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 : 58

К ВОПРОСУ О СОХРАНЕНИИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

A. G. DOLUKHANOV, M. F. SAKHOKIA. ON THE PROBLEM OF CONSERVATION OF RARE PLANT SPECIES

Необходимость принятия радикальных мер для сохранения редких и исчезающих видов растений достаточно осознана. О методах подхода к этой злободневной проблеме высказываются различные мнения; это должно облегчить поиски верного пути к решению выдвигаемых задач, но лишь в том случае, если не будет допущен односторонний подход, не учитывающий, что растение является одним из компонентов сложнейшей природной экосистемы.

В связи с этим нас беспокоит одно обстоятельство.

В последнее время усиленно пропагандируется, а порою и утверждается, что сохранение видов в культуре в ботанических садах является, якобы, наиболее эффективным и надежным приемом охраны генетического фонда растительного мира Земли.

Нет, разумеется, никаких оснований возражать против сохранения редких растений в культуре, где за ними легче наблюдать и подвергать дополнительному разностороннему изучению. Вполне естественно стремление ботаников создавать в ботанических садах коллекционные участки редких и исчезающих таксонов. Можно только приветствовать высказывания по данному поводу, появившиеся в ряде недавно опубликованных статей. Мера эта безусловно имеет свои достоинства, и ее нужно осуществлять. Однако нельзя переоценивать ее природоохранную значимость, а такая тенденция, к сожалению, имеет место. Между тем твердо установлено, что сохранность и нормальное развитие генофонда обеспечить этим путем немыслимо. В ботанических садах можно сохранить лишь отдельные экземпляры вида с сильно обедненным генетическим арсеналом, а не весь генофонд вида. Как известно, у отдельных особей он всегда значительно беднее, чем у естественной популяции, а генофонд популяции беднее, чем у вида, состоящего обычно из многих локальных популяций. Ведь в основном именно это обеспечивает его эволюцию и выживаемость в определенных экосистемах.

Кроме того, вид важен для нас не только сам по себе как представитель той или иной систематической группы, но и как компонент определенных экосистем, как участник формирования и развития биогеоценоза. Поэтому его биология и экология и даже пути эволюционного развития не могут быть достаточно распознаны и поняты при изучении вида вне природной экосистемы.

Все это достаточно определенно свидетельствует о том, что основной путь сохранения генофонда должен заключаться в охране популяций в естественных условиях развития вида. Это нисколько не уменьшает желательности параллельного сохранения отдельных экземпляров или микропопуляций в ботанических садах, но лишь при условии, что перенесение их в культуру ни в коей мере не будет сопровождаться нанесением ущерба естественным популяциям.

Поскольку в условиях антропогенной смены ландшафтов для многих видов нет надежды на сохранность, необходима организация соответствующих резерватов, в отдельных случаях даже микрорезерватов. Желательно, чтобы каждый резерват обеспечивал сохранение возможно большего количества видов, нуждающихся в охране. Особенное внимание следует обратить на рефугиумы, богатые узкоэндемичными и реликтовыми элементами.

В целях возможно более полного сохранения генофонда важно охранять не только редкие растения, но и популяционное разнообразие некоторых обычных полиморфных видов.

В связи с тем, что нам неизвестно, какие виды могут оказаться впоследствии потенциально ценными для человечества, сохраняться должен весь генофонд флоры, а не выборочно.

Следует считать безусловно резонным беспокойство, высказываемое в журнале «New Scientist» (т. 68, № 9, 1975 : 636—638) по поводу того, что немыслимо возлагать задачу охраны редких видов целиком на ботанические сады, исходя при этом только из экономических соображений.

А. Г. Долуханов, М. Ф. Сахокиа.

Институт ботаники
АН Грузинской ССР,
Тбилиси.

Получено 7 V 1976.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 [581.84+576.3] 581.162.1

Intercellular Communication in Plants: Studies on Plasmodesmata. Editors B. E. S. Gunning a. A. W. Robards. Berlin. Springer-Verlag. 1976, 462 p. (Межклеточные связи у растений: исследование плазмодесм)

YU. V. GAMALEY. (A REVIEW)

В июне 1975 г. в Австралии состоялась встреча специалистов по физиологии, биохимии, цитологии и вирусологии растений, посвященная обсуждению природы плазмодесм и их роли в жизни растения. По материалам этой встречи написана книга, выпущенная издательством «Springer» в 1976 г. В книге суммируются сведения о структуре и функциях плазмодесм, степени их развития в различных типах растительных клеток и встречаемости в разных группах растений. Это издание является первым опытом обобщения информации о межклеточных протоплазматических связях в тканях растений.

Книга содержит краткий исторический очерк развития представлений о плазмодесмах и симпласте (автор D. J. Carr). Первые публикации о протоплазматических связях растительных клеток появились около 100 лет назад. После открытия Танглом (Tangl, 1879) плазмодесм они довольно долго находились в центре внимания анатомов и физиологов и рассматривались как основной путь транспорта веществ в растении. Начиная с 30-х годов, и особенно в 40—50-е годы, интерес к ним ослабел в связи с появлением экспериментальных данных о транспорте ионов по апопласту и разработкой концепции «свободного пространства». Возможности электронной микроскопии возродили интерес к плазмодесмам. Начиная с 60-х годов процесс накопления фактического материала об их структуре и функциях значительно ускорился.

Раздел книги, посвященный плазмодесмам высших растений, написан А. Робердсом (A. W. Robards), одним из наиболее последовательных и авторитетных исследователей структуры плазмодесм. Имеющиеся в литературе данные о встречаемости и структуре плазмодесм в отдельных тканях высших растений сведены автором в таблицу. Анализ этой таблицы позволяет обнаружить весьма существенную деталь их структуры: диаметр плазмодесм колеблется в очень большом диапазоне — от 50 до 500 нм (поры ситовидной пластинки, которые тоже рассматриваются как структурная разновидность плазмодесм, достигают еще большей величины — 2—6 тыс. нм в диаметре). Плотность распределения плазмодесм также варьирует в широких пределах — от 0 до 50 шт. на 1 мкм^2 поверхности оболочки. Наиболее высокая плотность плазмодесм характерна для тканей апекса корня, флоэмы листа, секреторных железок. В качестве примеров немногих типов живых клеток, лишенных плазмодесм, отмечаются репродуктивные и эмбриональные клетки. Автор постоянно подчеркивает, что различия организации и степени развития симпластических связей являются отражением функциональной специфики клеток. При рассмотрении структуры плазмодесм он предлагает выделять 4 основных структурных компонента: 1) центральный стержень — десмотрубка; 2) цитоплазматический канал; 3) плазмалемма; 4) зона оболочки, примыкающая к плазмалемме. Десмотрубка является постоянным компонентом большинства плазмодесм (однако не утверждается, что она встречается во всех плазмодесмах); это наиболее жесткий элемент структуры плазмодесм, сохраняющий постоянный диаметр. Диаметр более широкого канала, выстланного плазмалеммой, наоборот, по-видимому, очень изменчив. По мнению автора, имеются основания рассматривать плазмодесму как пульсирующий клапан с постоянно меняющейся шириной цитоплазматического канала. Плазмалемма внутри плазмодесм может иметь специфическую структуру, так же как и зона оболочки, окружающая плазмодесму.

Данные о структуре и распространении плазмодесм у водорослей и грибов (автор раздела H. J. Marchant) менее обширны. Судя по предварительным данным, плазмодесмы этих групп растений в структурном отношении принципиально ничем не отличаются от тех, которые наблюдаются в клетках высших растений. Это, однако, не дает основания отрицать наличие функциональной специфики плазмодесм у водорослей и грибов.

В отдельной главе (M. G. K. Jones) обсуждаются вопросы происхождения и развития симпластических связей в ходе онтогенеза. Известно, что далеко не все дифференцированные клетки соединены между собой плазмодесмами, но в ранний период жизни все клетки имеют плазмодесмы. Заложение плазмодесм происходит при формировании клеточной пластинки в ходе цитокинеза. Этот процесс довольно детально изучен и описан в литературе. Вновь образовавшиеся клетки, как правило, имеют максимальную численность плазмодесм; по мере их дифференциации развитие системы симпластических связей идет в направлении ее сокращения (а иногда и полной утраты). Наибольший интерес в этой главе представляют экспериментальные данные, свидетельствующие о вторичном образовании плазмодесм. Подробно обсуждается механизм заложения плазмодесм в уже сформированной клеточной оболочке. В связи с возможностью вторичного образования плазмодесм ставится вопрос о системе контроля за степенью развития симпластических связей клетки.

Вторая часть книги посвящена функциональным аспектам симпластических связей (авторы отдельных глав W. R. Anderson, P. B. Goodwin, E. F. M. van Steveninck, N. A. Walker, A. W. Robards a. D. T. Clarkson, B. E. S. Gunning, C. B. Osmond a. F. A. Smith). В ней обсуждаются физико-химические основы транспорта по плазмодесмам: диффузия через плазмодесмы, транспорт, связанный с химическими реакциями и с разностью потенциалов. Гипотетические модели транспорта по плазмодесмам сопоставляются с экспериментальными данными физиологии и электрофизиологии о проницаемости плазмодесм. Теоретически совершенно очевидно, что симпластический транспорт должен включать потоки противоположного направления. Объяснение двустороннего транспорта по симпласту с точки зрения его структурного обеспечения встречает определенные трудности. В этом отношении предполагается несколько возможностей. Во-первых, потоки противоположного направления могут быть локализованы в пределах разных тканей. Во-вторых, в случае множества плазмодесм в клетке часть из них может осуществлять транспорт в одном направлении, а часть в другом. И, наконец, возможен двусторонний транспорт в пределах каждой плазмодесмы. Открытый цитоплазматический канал способен обеспечить диффузию одновременно в двух направлениях. Использование десмотрубочки в качестве самостоятельного канала для транспорта в направлении, противоположном транспорту, в цитоплазматическом канале маловероятно. Контроль за направлением и объемом симпластического транспорта возможен посредством образования новых плазмодесм в одних участках и разрушения старых в других. Наибольшее внимание в этих главах уделено роли симпласта в процессах поглощения воды и питательных веществ корнем и отведения продуктов фотосинтеза из листа. Отмечается, что в обоих процессах симпластические связи могут играть, по-видимому, более значительную роль, чем предполагалось раньше.

При чтении физиологических разделов книги создается впечатление, что, несмотря на широкий арсенал исследовательской техники, в понимании функционирования системы межклеточных связей прогресс пока малоощутим. Составители книги (B. E. S. Gunning, A. W. Robards) обращают на это внимание в ее заключительной части, посвященной определению уровня знаний и наиболее актуальных проблем. В целях расширения исследований в данной области указываются направления и методы работы, которые могут привести к лучшему пониманию природы плазмодесм. В качестве таких наиболее перспективных методических подходов упоминаются цитохимия, рентгеноструктурный анализ, быстрое замораживание клетки, изучение способности разных ионов к диффузии через плазмодесмы, ультраструктурные исследования, «многоотраслевая атака» на симпластический транспорт внутри отдельных клеток и тканей. По мнению составителей книги, наука о симпластических связях находится на пороге нового этапа, который позволит перейти от наблюдения плазмодесм к пониманию их структуры и функций.

Опубликованная книга вводит читателя в область, которая до сих пор сравнительно слабо освещалась в научной литературе. В этом смысле ее ценность несомненна. Кроме того, главы книги являются не только обзорами сведений по определенным вопросам природы симпластических связей; в каждой из них можно найти новые данные и теоретические разработки. Книга безусловно найдет своих благодарных читателей среди специалистов самых разных отраслей ботанической науки. Ее перевод на русский язык был бы очень полезен.

Ю. В. Гамалей

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1976.

К ст. П. М. Кравкиной, с. 331

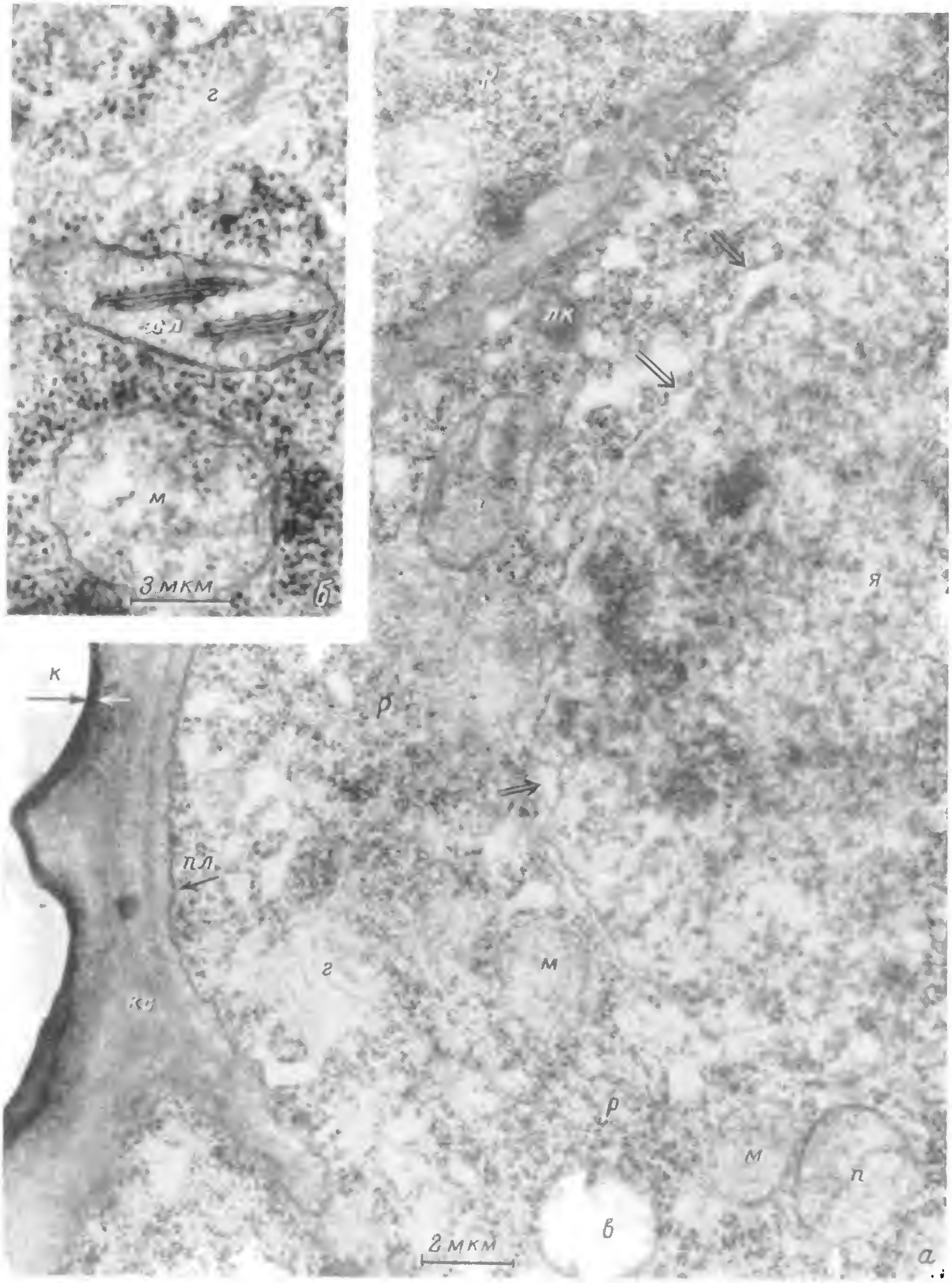


Таблица I

а, *б* — фрагменты клеток апикальной меристемы побега *Astragalus surchanensis*. Двойной стрелкой показано перинуклеарное пространство.

Обозначения ко всем таблицам: *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль *г* — аппарат Гольджи, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — дендриты, *к* — кутикула, *кр* — крахмальное зерно, *кс* — клеточная стенка, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *мт* — микротрубочка, *ов* — осмиофильное включение, *ог* — осмиофильная глобула, *п* — пластида, *пг* — пузырьки Гольджи, *пл* — плазмалемма, *пр* — пектиновая прослойка, *р* — рибосомы *сл* — секреторная лунка, *хл* — хлоропласт, *я* — ядро.

К с. 332

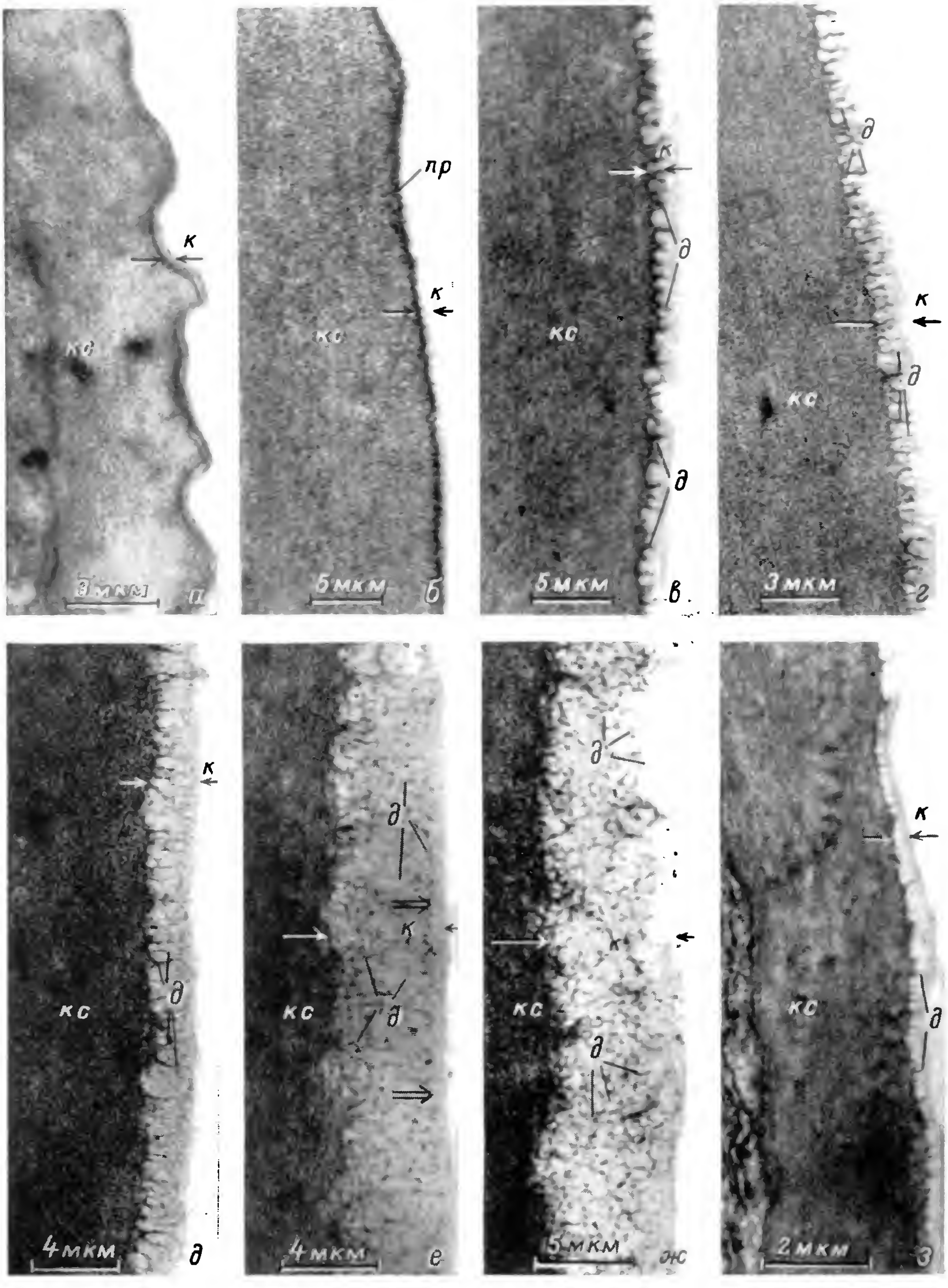


Таблица II

Участки кутикулы основных клеток эпидермы листа *Astragalus surchanensis* в процессе развития.

а — апикальная меристема побега; *б*—*в* — протодерма (*б* — лист длиной 1—2 мм, *в* — 3—4 мм); *г*—*ж* — эпидерма (*г* — лист длиной 7—8 мм, *д*—*е* — 19—21 мм, *ж* — 25—26 мм); *з* — кутикула на наружной стороне внутренней стенки эпидермальной клетки листа длиной 23—24 мм. Двойной стрелкой показана граница распространения дендритов.

Обозначения те же, что на табл. I.

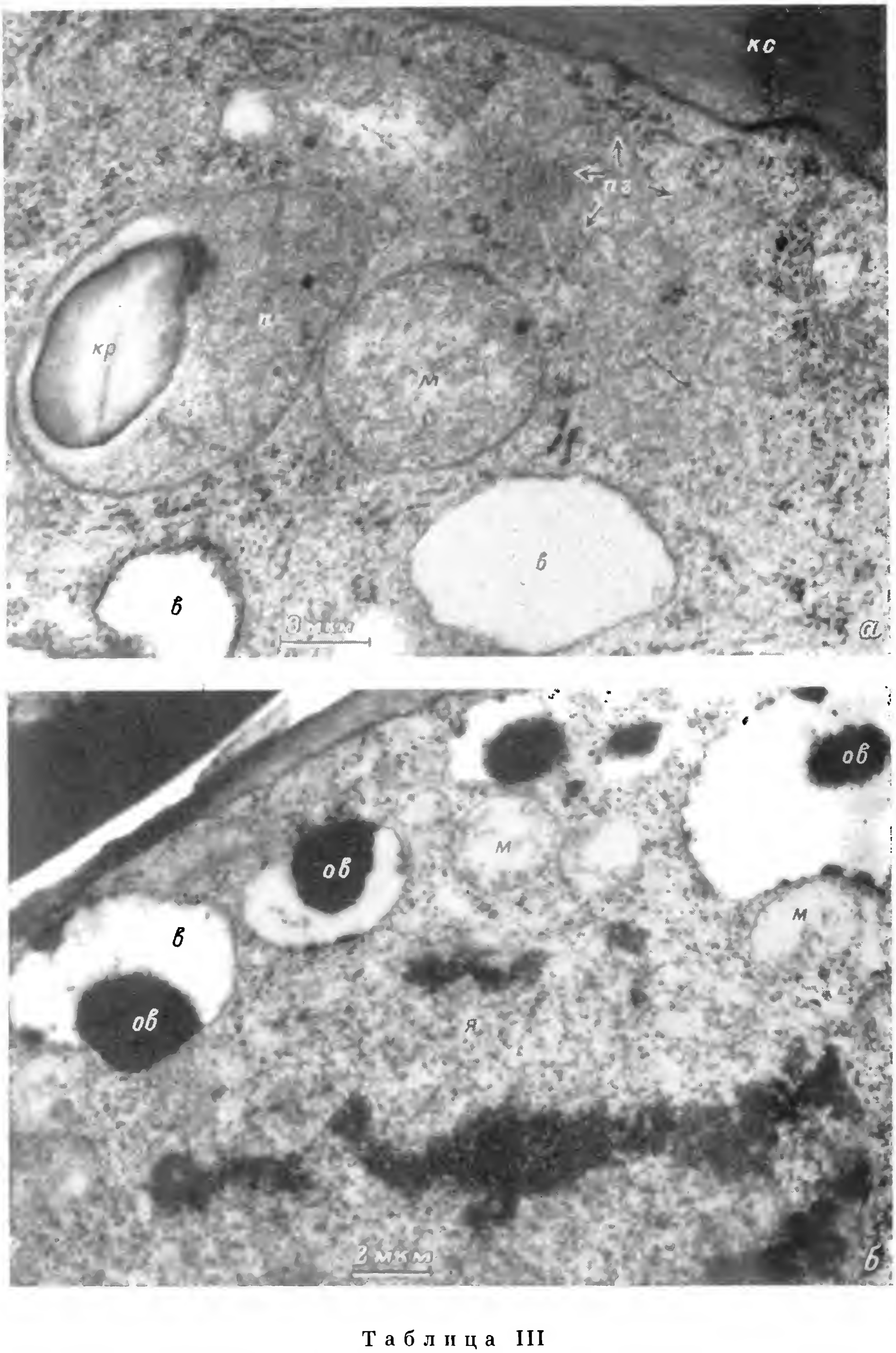


Таблица III

а, *б* — фрагменты клетки протодермы листа *Astragalus surchanensis* длиной 1—2 мм. Обозначения те же, что и на табл. I.

К с. 333

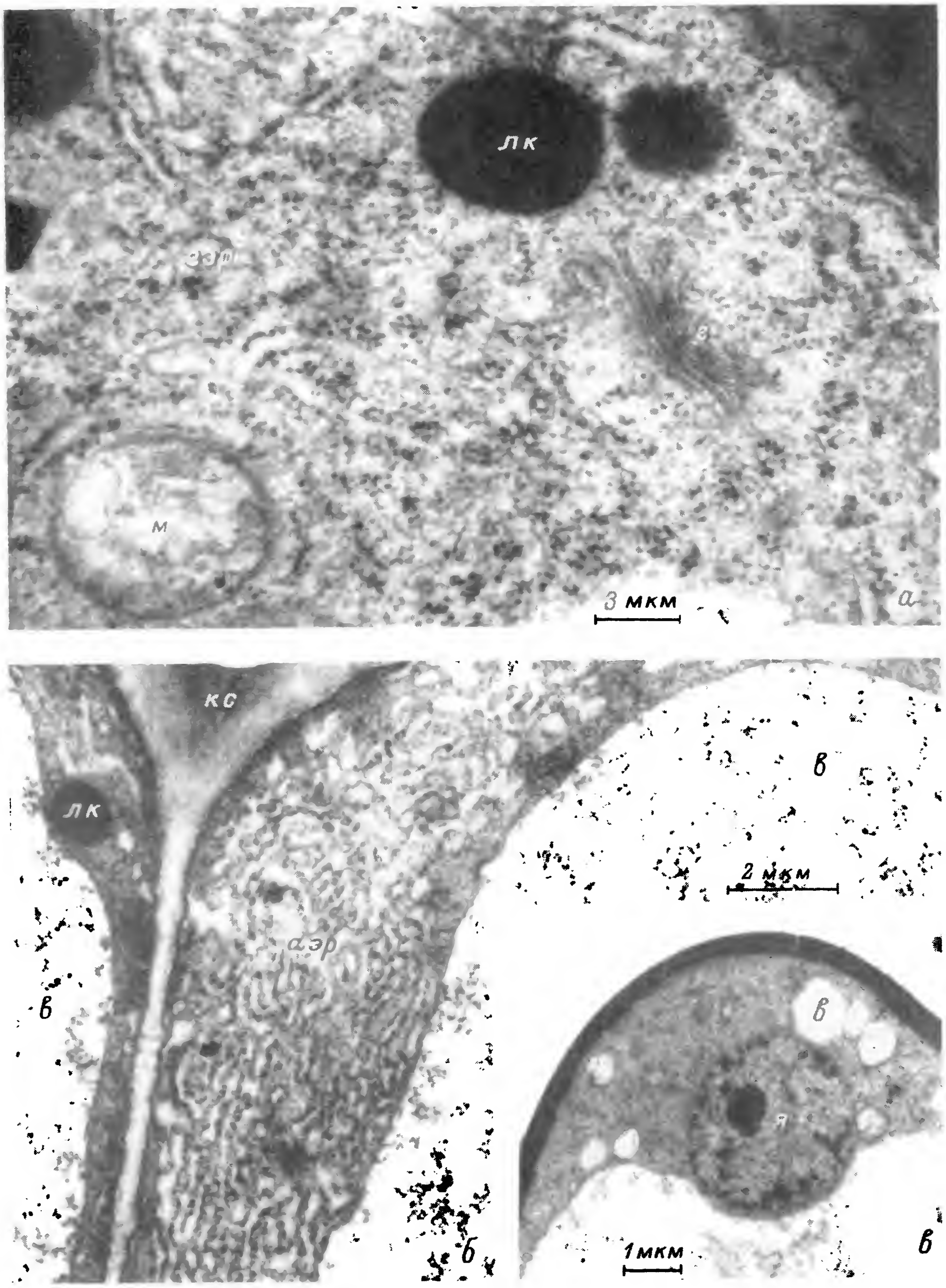


Таблица IV

а—в — фрагменты эпидермальных клеток листа *Astragalus surchanensis*.

а — лист длиной 3—4 мм, *б* — 7—8 мм, *в* — 9—10 мм.
Обозначения те же, что на табл. I.

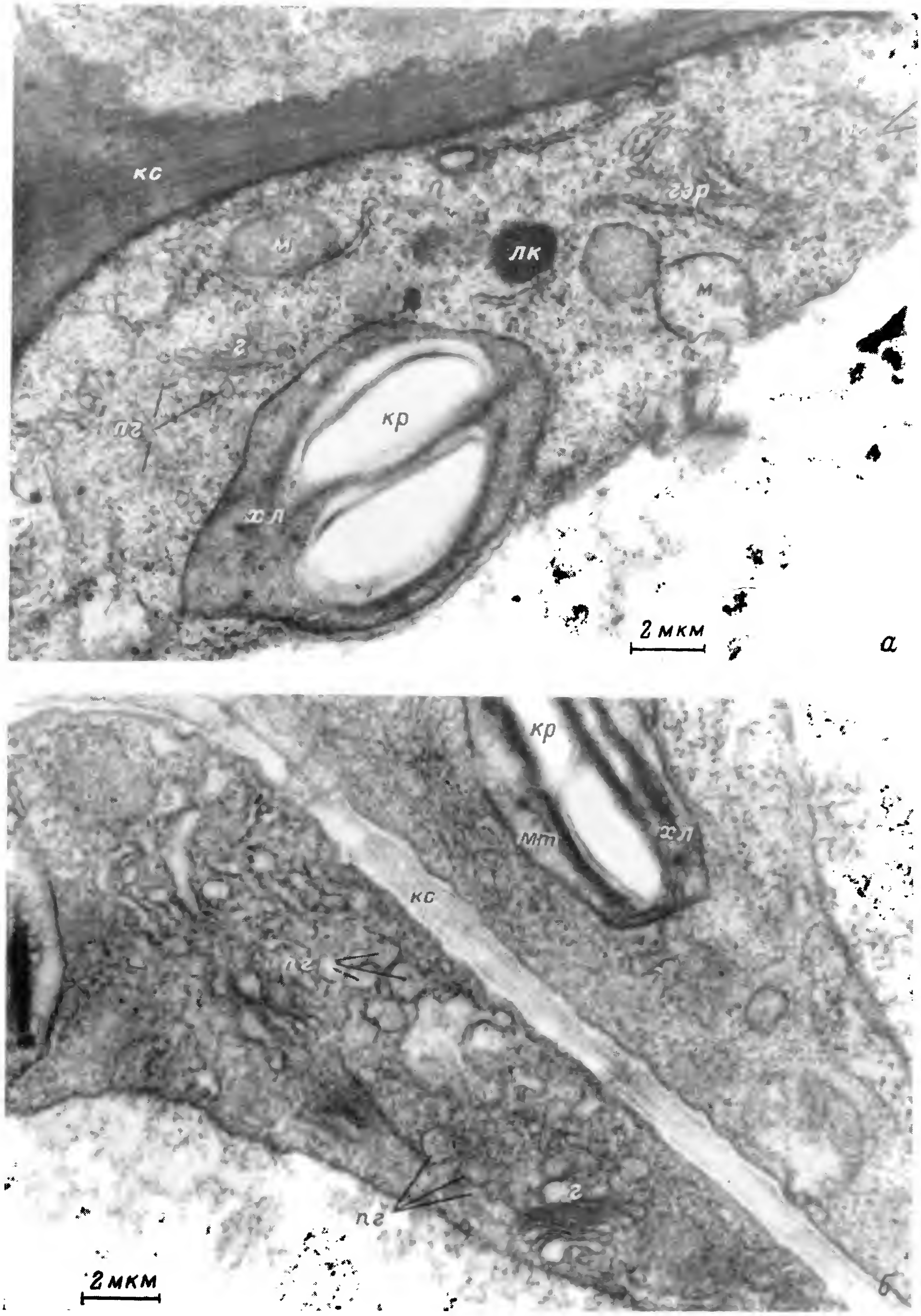


Таблица V

а, *б* — фрагменты эпидермальных клеток листа *Astragalus surchanensis* длиной 7—8 мм.

Стрелкой показаны пузырьки с волокнистым содержимым.
Обозначения те же, что на табл. I.

К с. 334

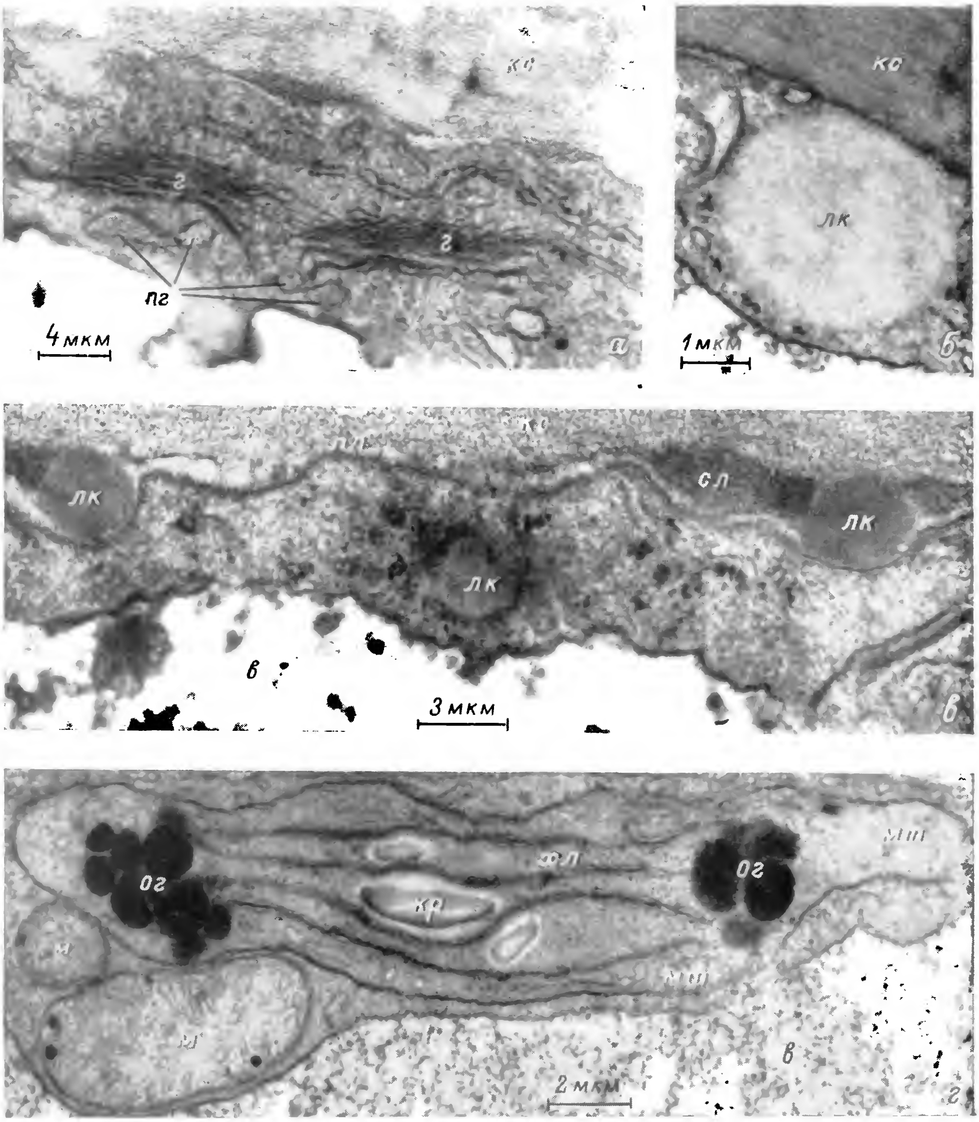


Таблица VI

а—г — фрагменты эпидермальных клеток листа *Astragalus surchanensis*.

а, *б* — лист длиной 19—21 мм, *в* — 23—24 мм, *г* — 25—26 мм.
Обозначения те же, что на табл. I.

К ст. Р. С. Климовой с. 400

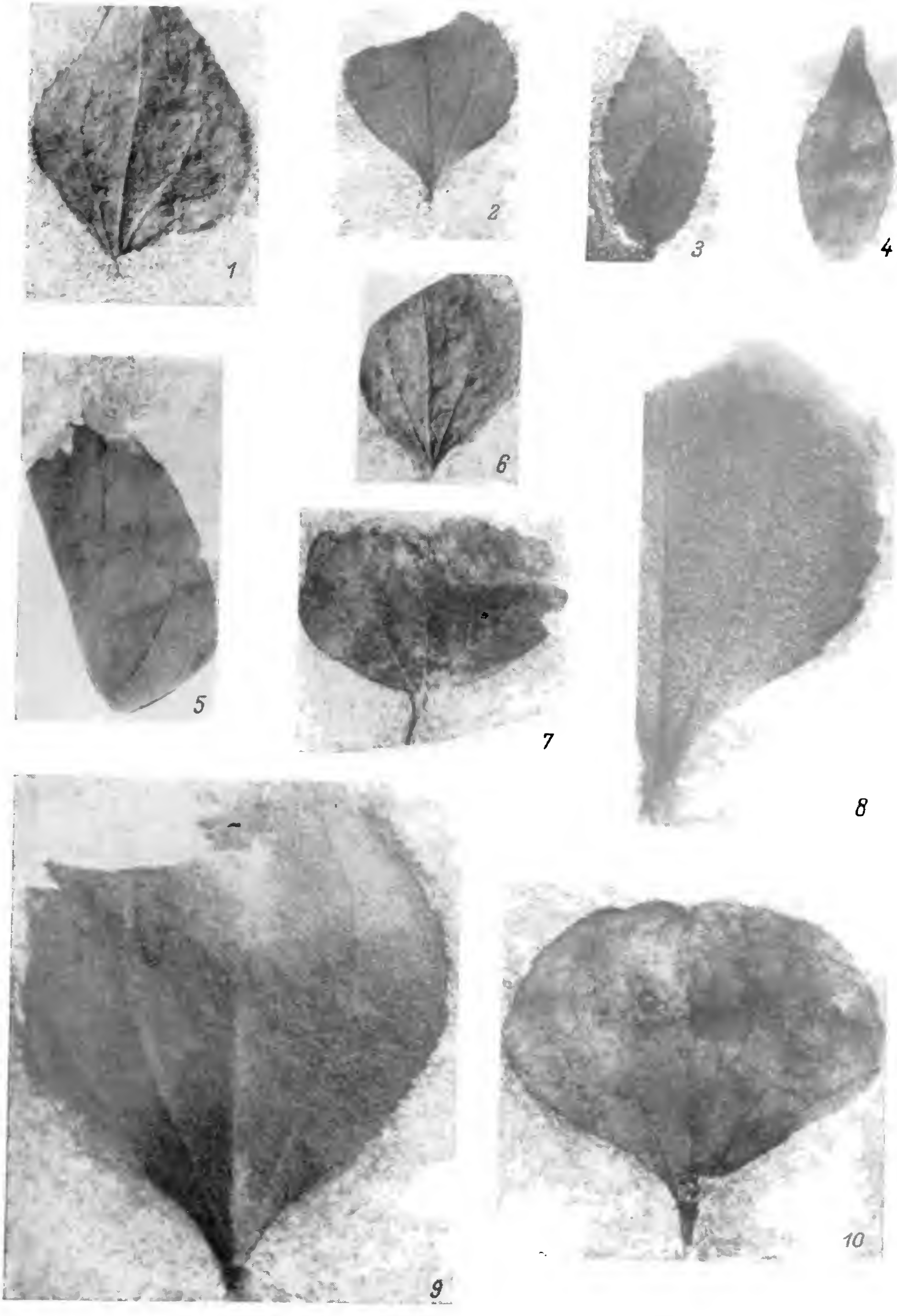


Таблица I

1, 2, 6, 8, 9 — *Ziziphus ovalis* Klimova sp. nov.: *1* — экз. № 216, *2* — экз. № 217, *6* — экз. № 47 (*1, 2, 6* — натур. вел.), *8* — экз. № 217, ×2.6; *9* — экз. № 21, ×2.3; *3, 4* — *Ziziphus parvula* Klimova sp. nov.: *3* — экз. № 210, голотип (натур. вел.), *4* — экз. № 211; *7, 10* — *Cocculus ezoensis* Tanai: *7* — экз. № 33, *10* — экз. № 243 (*7* и *10* — натур. вел.); *5* — *Cornus protopaucinervis* Klimova sp. nov., экз. № 246, голотип (натур. вел.).

К с. 400

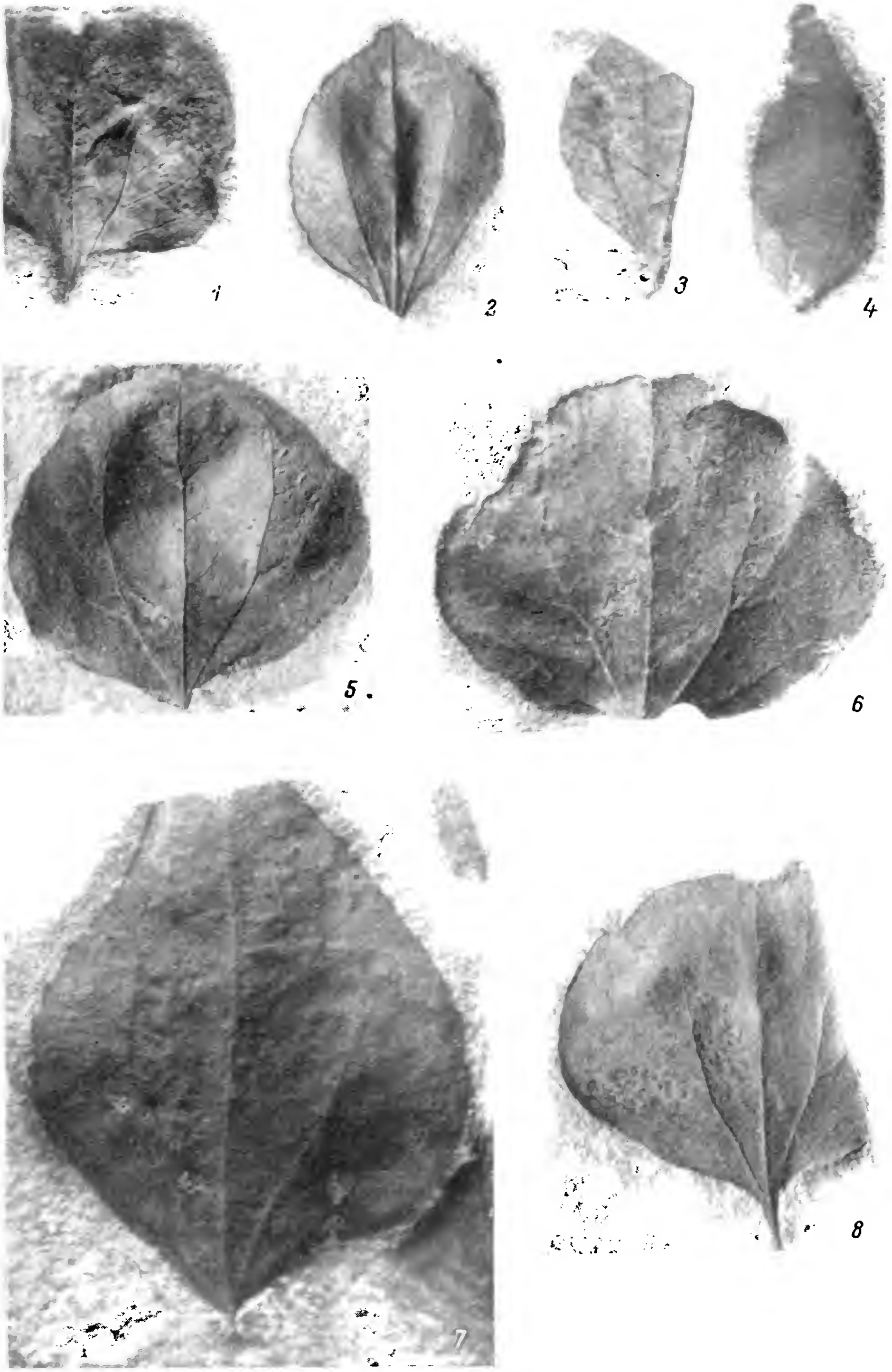


Таблица II

1, *5*, *6*, *8* — *Cocculus ezoensis* Tanai (натур. вел.): *1* — экз. № 23, *5* — экз. № 71, *6* — экз. № 200, *8* — экз. № 93; *2*, *3*, *7* — *Ziziphus ovalis* Klimova sp. nov.: *2* — экз. № 215, голотип, *3* — экз. № 36 (*2* и *3* — натур. вел.), *7* — экз. № 216, ×2; *4* — *Ziziphus parvula* Klimova sp. nov., экз. № 212 (натур. вел.).

Vol. LXII ***№ 3***

March, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

Yu. V. Gamaley. The age kinetics of the leaf cell population 313
B. R. Vassiliev, N. S. Rostova. On some correlations of leaf characters of ***Bryophyllum*** (***Crassulaceae***). Experience in automatic system usage for object measurements and data treatment in morphological investigations . . . 319
I. M. Kravkina. Formation of leaf cuticle in ***Astragalus surchanensis*** M. Pop. (***Fabaceae***) 330
V. N. Siplivinsky. The origin of the Ushkan Islands flora (lake Baikal) 339
N. V. Shilova. On the development of shoots within the buds in some herbaceous perennial plants of Wrangel island 351
N. V. Sedelnikova. Relicts in the lichen flora of Gornaja Schoria (Kuznetsky elevation) 363
I. B. Sandina. Peculiarities of structure and formation of underground organs in species of ***Scopolia*** Jacq. (***Solanaceae***) 371

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 382

G. G. Gerasimenko. Comparative analysis of some methods of isolation of lower taxonomic units of vegetation. (382). — **M. L. Loria, G. L. Menitsky.** An effective method of plant drying for herbarium. (393).
NEW TAXA 397
O. V. Tscherneva. The new *Nepeta* species (***Lamiaceae***) from Middle Asia. (398). — **L. P. Perestenko.** On some corrections to ***Abbotia*** Perest. and ***Kallymeniopsis*** Perest. genera. (398).

REPORTS 399

R. S. Klimova. Lower paleogene representatives of the families ***Menispermaceae***, ***Rhamnaceae*** and ***Cornaceae*** of Primorye. (399). — **L. R. Petrova, A. V. Dobrotvorskaya.** Morphology of lodicules in bamboos. (405). — **N. N. Imchanitzkaja.** On the fossil genus ***Forskohleanthium*** Conw. in the Baltic ambers. (411). — **L. S. Lunjova.** Propagation of irises (***Iridaceae***) through apical meristem culture in vitro. (416). — **S. N. Movsesian, I. P. Kasparova.** Semigamia in ***Rudbeckia laciniata*** L. after different types of pollination. (422). — **Yu. D. Gusev.** Penetration of new adventive plants into Mari A.S.S.R. by means of the railway. (429). — **G. P. Yakovlev.** The review of the genus ***Alexa*** Moq. (***Fabaceae — Angylocalyceae***). (432). — **L. I. Savicz-Ljubitzkaja.** Notes on the genus ***Saviczia*** A. Abr. et I. Abr. (***Bryophyta***). (438). — **A. G. Shekhov.** More than twenty five years of Kuban lotus. (440).
SURVEYS 445

Yu. P. Kozhevnikov. A critical review of the data concerning the history of the Chukotsk flora. (445).

PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS 461

A. G. Dolukhanov, M. F. Sakhokia. On the problem of conservation of rare plant species. (461).

REVIEWS 463

Yu. V. Gamaley. (A review.) Intercellular communication in plants: Studies on Plasmodesmata. 1976. (463).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. В. Гамалей. Возрастная кинетика клеточной популяции листа 313

Б. Р. Васильев, Н. С. Ростова. О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях 319

И. М. Кравкина. Формирование кутикулы листа *Astragalus surchanensis* M. Pop. (*Fabaceae*) 330

В. Н. Сипливинский. Происхождение флоры Ушканьих островов (оз. Байкал) 339

Н. В. Шилова. О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля 351

Н. В. Седельникова. Реликты в лихенофлоре Горной Шории (Кузнецкое нагорье) 363

И. Б. Сандина. Особенности строения и формирования подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*). 371

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 382

Г. Г. Герасименко. Сравнительный анализ некоторых методов выделения низших таксономических единиц растительности. (382). — **М. Л. Лория, Ю. Л. Меницкий.** Эффективный метод сушки растений для гербария. (393).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 397

О. В. Чернева. Новый вид котовника (*Lamiaceae*) из Средней Азии. (397). — **Л. П. Перестенко.** О некоторых поправках к родам *Abbotia* Perest. и *Kallymeniopsis* Perest. (398).

СООБЩЕНИЯ 399

Р. С. Климова. Раннепалеогеновые представители семейств *Menispermaceae*, *Rhamnaceae* и *Cornaceae* Приморья (399). — **Л. Р. Петрова, А. В. Добротворская.** Морфология лодикул бамбуков. (405). — **Н. Н. Имханицкая.** Об ископаемом роде *Forskohleanthium* Conw. из балтийских янтарей. (411). — **Л. С. Лунёва.** Размножение ирисов (*Iridaceae*) методом культуры апикальных меристем in vitro. (416). — **С. Н. Мовсесян, И. П. Каспарова.** Семигамия у *Rudbeckia laciniata* L. при различных способах опыления. (422). — **Ю. Д. Гусев.** Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге. (429). — **Г. П. Яковлев.** Обзор рода *Alexa* Moq. (*Fabaceae* — *Angylocalyceae*). (432). — **Л. И. Савич-Любицкая.** Заметка о роде *Saviczia* A. Abr. et I. Abr. (*Bryophyta*). (438). — **А. Г. Шехов.** Лотосу Кубани — более четверти века. (440).

ОБЗОРЫ 445

Ю. П. Кожевников. Критический обзор данных, касающихся проблемы флорогенеза Чукотки. (445).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 461

А. Г. Долуханов, М. Ф. Сахокиа. К вопросу о сохранении редких видов растений. (461).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 463

Ю. В. Гамалей. (Рецензия). Межклеточные связи у растений: исследование плазмодесм. 1976. (463).